

A detailed microscopic image of plant tissue, likely from a halophyte, showing large, polygonal cells with thick, dark cell walls. The cells are stained, with some showing internal structures like nuclei and vacuoles. The overall color palette is dominated by purples, pinks, and yellows, with some greenish-brown areas.

MARIUS-NICUȘOR GRIGORE CONSTANTIN TOMA

STRUCTURI SECRETOARE DE SĂRURI LA HALOFITE

O ABORDARE INTEGRATIVĂ



EDITURA ACADEMIEI ROMÂNE

**STRUCTURI SECRETOARE DE SĂRURI LA HALOFITE
O ABORDARE INTEGRATIVĂ**

**SALT-SECRETING STRUCTURES OF HALOPHYTES
AN INTEGRATIVE APPROACH**

MARIUS-NICUȘOR GRIGORE

CONSTANTIN TOMA

**STRUCTURI SECRETOARE
DE SĂRURI LA HALOFITE
O ABORDARE INTEGRATIVĂ**



EDITURA ACADEMIEI ROMÂNE
București, 2010

Copyright © Editura Academiei Române, 2010.
Toate drepturile asupra acestei ediții sunt rezervate editurii.

EDITURA ACADEMIEI ROMÂNE
Calea 13 Septembrie nr. 13, sector 5,
050 711, București, România
Tel. 4021-318 81 46, 4021-318 81 06
Fax 4021-318 24 44
E-mail: edacad@ear.ro
Internet: <http://www.ear.ro>

Referenți științifici:

Prof. dr. Leontin Ștefan PÉTERFI
Membru corespondent al Academiei Române
Universitatea „Babeș-Bolyai” Cluj-Napoca
Prof. dr. Marin ANDREI
Universitatea București

Descrierea CIP a Bibliotecii Naționale a României
GRIGORE, MARIUS-NICUȘOR
Structuri secretoare de săruri la halofite. O abordare
integrativă / Marius-Nicușor Grigore, Constantin Toma –
București : Editura Academiei Române, 2010
ISBN 978-973-27-1911-4

I. Toma, Constantin

581.9

**(Coperta I+IV: Glande salifere, din epiderma inferioară a limbului foliar
de la *Limonium gmelini*)**

Redactor: Doina ARGEȘANU
Tehnoredactare computerizată: dr. Marius-Nicușor GRIGORE,
Maria-Magdalena JINDICEANU
Coperta: Asist. dr. Marius MIHĂȘAN, Mariana ȘERBĂNESCU

Bun de tipar: 31.05.2010; Format: 16/70×100;
Coli de tipar: 18,25 + 3 planșe
C.Z. pentru biblioteci mari: 581.526.52
C.Z. pentru biblioteci mici: 52

CUPRINS

Introducere.....	7
1. LOCUL ȘI ROLUL STRUCTURILOR SECRETOARE DE SĂRURI ÎN CADRUL STRATEGIILOR GENERALE ALE HALOFITELOR. PRECIZĂRI TERMINOLOGICE.....	11
2. DEFINIȚIA ȘI CLASIFICAREA STRUCTURILOR SECRETOARE DE SĂRURI.....	13
3. STRUCTURA ANATOMICĂ A FORMAȚIUNILOR SECRETOARE DE SĂRURI.....	21
3.1. Glande salifere la reprezentanți din familia <i>Plumbaginaceae</i>	21
3.2. Glande salifere la specii din familia <i>Tamaricaceae</i>	85
3.3. Glande salifere la specii ale genului <i>Frankenia</i>	101
3.4. Glande salifere la specii de mangrove.....	113
3.5. Glande salifere la specii din familia <i>Primulaceae</i>	135
3.6. Glande salifere la specii din familia <i>Poaceae</i>	143
3.7. Peri veziculare (salini) la specii din familia <i>Chenopodiaceae</i>	173
3.8. Celule epidermice veziculare (CEV) la specii din familia <i>Aizoaceae</i> (<i>Mesembryanthemaceae</i>).....	212
3.9. Structuri secretoare de săruri la specii din familia <i>Convolvulaceae</i> ...	231
3.10. Structuri secretoare de săruri la <i>Lavatera arborea</i> (familia <i>Malvaceae</i>)..	236
4. ORIGINEA ȘI EVOLUȚIA STRUCTURILOR SECRETOARE DE SĂRURI.....	243
Bibliografie.....	254
Index de familii, genuri și specii.....	277
Abstract.....	282

INTRODUCERE

Halofitele reprezintă un grup ecologic de plante foarte complex, ale căror adaptări histoanatomice, la care ne referim în lucrarea de față, prezintă o mare plasticitate și diversitate structural-funcțională.

Încă este discutabil și contradictoriu dacă ceea ce noi numim în mod conștient și „tradițional” **adaptare** reprezintă de fapt o sumă *firească* de trăsături anatomice, o expresie a unei vătămări din partea unui agent ambiental care a depășit o anumită intensitate, periculoasă pentru plantă, sau un simptom, prin care planta semnalizează o disfuncționalitate în ciclul ei vital.

Ca în multe alte situații, delimitările între concepte și abordări sunt foarte fragile, depășind simplele preocupări de anatomie descriptivă, la care am fi putut subscrie, pur și simplu. În plus, credem că apariția (sau mai bine spus preluarea și adaptarea) conceptului de *stres* la plante nu a făcut altceva decât să complice modul de înțelegere și tratare a unor probleme legate de anatomia lor adaptativă.

Ceea ce părea „dogmatic” și de la sine înțeles pentru anumiți sfârșitului de secol XIX și începutul secolului XX a devenit actualmente o sursă sinergică de întrebări și, îndrăznim să afirmăm, de continuă punere sub semnul întrebării a ceea ce era considerat clasic și înscris în regula generală.

Într-o lucrare anterioară (Grigore, 2008a) am adus în discuție *doar* câteva din adaptările histoanatomice ale halofitelor, într-o manieră introductivă, menită să familiarizeze cititorii cu principalele aspecte implicate în biologia anatomică a halofitelor. Încă de atunci am avut în vedere reluarea și extinderea fiecărei strategii a halofitelor, abordată atunci într-o manieră restrânsă.

Lucrarea de față o dedicăm structurilor secretoare de săruri, strategie adaptativ-evolutivă foarte interesantă, comună și pentru alte grupe de organisme care s-au confruntat, de-a lungul istoriei timpului cu salinitatea ridicată a habitatelor.

Termenul de *strategie* îl folosim cu sensul de totalitatea mijloacelor, privite sistemic-ierarhic (pornind deci de la acizi nucleici la organe de plante), a proceselor și fenomenelor care însoțesc aceste mijloace, toate având o funcție fiziologică bine precizată; strategia este linia adaptativă pe care evoluția a selectat-o pentru a permite unui grup de plante să se impună într-un anumit habitat.

Titlul lucrării este *Structuri secretoare de săruri la halofite. O abordare integrativă*. După cum se poate observa, am ales sintagma „structuri secretoare”, deși puteam să o folosim pe cea de *glande, peri secretori, trichomi* sau altă exprimare. Am preferat această formulă tocmai pentru a „certifica” larga diversitate structurală și funcțională a acestor formațiuni și pentru a acoperi o paletă cât mai largă de asemenea subsisteme din cadrul unei strategii a halofitelor. Adesea, formularea aleasă este mai puțin importantă; trebuie lăsat liber și spațiul necesar detaliilor.

În plus, așa cum vom discuta în capitolele următoare, există multe diferențe terminologice și la autorii străini; uneori am putut constata inconsecvențe din acest punct de vedere, chiar în cadrul aceleiași lucrări pe care le-am consultat.

Este simplu și complicat, în egală măsură, să exprimăm într-o frază importanța structurilor secretoare de săruri la halofite; implicațiile prezenței acestor formațiuni sunt deosebit de interesante din foarte multe puncte de vedere. Amintim numai situația speciei *Tamarix ramosissima*, posesoare de glande salifere, care în SUA este considerată o plantă invazivă; în acest lanț ecologic al salinizării intervin și aceste formațiuni secretoare, așa cum vom putea constata la momentul respectiv.

Ne dorim ca această încercare să fie tot în spiritul anatomiei integrative, a cărei definiție am precizat-o într-o lucrare anterioară (Grigore, 2008a), adică o corelare a structurii cu funcția, cu implicația ei ecologică, cu evoluția acesteia. Intenționăm, deci, să includem această lucrare în seria lucrărilor de *Halofitologie*, ale cărei baze ne-am dorit să le punem în țara noastră.

Structurile secretoare de săruri le-am tratat referindu-ne la familii botanice diferite, ale căror specii posedă astfel de formațiuni, dorind în acest fel să avem o viziune de ansamblu asupra caracterelor generale ale familiilor respective. Excepție de la regulă am făcut în cazul mangrovelor, ecosisteme cu totul particulare, heterogene în ceea ce privește compoziția floristică și diversitatea factorilor ecologici, motiv pentru care le-am tratat ca pe un întreg.

Pentru a facilita citirea textului, alături de figurile și imaginile microscopice ale glandelor am adăugat, acolo unde a fost posibil, și figuri de ansamblu ale unor specii, mai ales dacă nu se regăsesc în flora țării noastre; am avut în vedere, astfel, crearea unui cadru optim de percepție vizuală și de înțelegere a conținutului.

Am inclus în lucrarea de față și un capitol legat de posibilele căi evolutive pe care halofitele le-au urmat, selectând și edificând structuri secretoare de săruri; fiind o problemă relativ nouă și destul de delicată, puțin explorată până acum, invităm cititorii să parcurgă capitolul respectiv mai degrabă ca pe un eseu referitor la biologia halofitelor.

Lucrând, documentându-ne și redactând acest text, am trăit totodată și un sentiment aparte, pe care dorim să-l împărtășim și cititorilor: am descoperit literatura botanică mai veche, mai ales cea din perioada secolelor XVIII–XX, în special cea din secolul XIX, anglo-saxonă mai ales. Am privit această inițiativă și ca pe o dovadă de respect pentru botaniști, care lucrau cu interes, pasiune, descriau și figurau specii de plante, făceau corelații ecologice, sau inițiau expediții botanice în cele mai îndepărtate colțuri ale lumii.

Unii dintre ei, pionieri ai ecologiei plantelor, așa cum o înțelegem și îmbrățișăm și noi (în spiritul anatomiei ecologice), trebuie să fie acum redescoperiți și recunoscuți ca spirite vizionare în ceea ce privește anumite probleme legate de corelațiile dintre factorii de mediu și adaptările plantelor.

Gândurile și atenția noastră se îndreaptă în primul rând asupra lui E. Warming (1841–1924), fitoecolog danez, ale cărui preocupări, inclusiv în

domeniul halofitelor, le considerăm de o înaltă precizie și deosebită acuratețe anatomo-ecologică.

Într-o epocă a geneticii moleculare și a biologiei celulare, o astfel de inițiativă, a restabilirii contactelor cu trecutul, poate fi revigorantă și chiar salvatoare pentru identitatea Botanicii, ca știință, amenințată de pierderea contactului cu tradițiile sale istorice.

Dorim să mulțumim referenților științifici ai acestei cărți, prof. dr. Leontin Ștefan Péterfi, membru corespondent al Academiei Române, de la Universitatea „Babeș-Bolyai” Cluj-Napoca și prof. dr. Marin Andrei, de la Universitatea București, pentru sugestiile și recomandările făcute, precum și pentru revizuirea manuscrisului.

1

LOCUL ȘI ROLUL STRUCTURILOR SECRETOARE DE SĂRURI ÎN CADRUL STRATEGIILOR GENERALE ALE HALOFITELOR. PRECIZĂRI TERMINOLOGICE

Mai mult decât abordarea acestor structuri ca pe o simplă trăsătură histo-anatomică, trebuie precizat că prezența acestor glande la unele halofite delimitează o categorie aparte din acest grup, și anume, *crino-halofitele*, numite uneori și *salt-recreting halophytes (crino-halophytes)* (Breckle, 2002).

Despre structurile secretoare de săruri ale halofitelor s-a discutat foarte mult de-a lungul timpului; ele sunt identificate, după cum spuneam, cu o strategie majoră a crino-halofitelor, cu o direcție evolutivă separată de celelalte, la care halofitele au „apelat” pentru a face față unui conținut ridicat de săruri.

Mecanismele cu ajutorul cărora halofitele rezistă unui conținut ridicat de săruri sunt numeroase; ele au fost trecute în revistă de foarte mulți autori, dintre care vom cita doar câțiva (Gorham, 1995; Breckle, 1995; Glenn, Brown și Khan, 1997; Jacoby, 1999; Orcutt și Nilsen, 2000; Batanouny, 2001; Sairam, Tyagi, Chinnusamy, 2006; Rai și Takabe, 2006; Öztürk *et al.*, 2006; Dajic, 2006; Larcher, 2008; Koyro și Lieth, 2008).

Au fost propuse mai multe scheme generale privind mecanismele care conferă halofitelor rezistență la salinități ridicate; în fiecare dintre acestea, secreția sărurilor are o poziție bine pecizată. Trebuie spus, referitor la aceste scheme, că literatura anglo-saxonă folosește termeni uneori dificil de tradus și echivalat în limba română.

Astfel, rezistența la săruri (*salt resistance*) este definită ca fiind reacția oricărui organism la stresul salin (Koyro și Lieth, 2008).

Rezistența poate implica:

1. fie toleranța la săruri (*salt tolerance*), care presupune adaptări fiziologice și biochimice pentru a menține viabilitatea protoplasmatică, pe măsură ce celulele acumulează electroliți; toleranța mai este privită și ca abilitatea protoplasmei de a rezista stresului (Larcher, 2008);
2. fie evitarea sării (*salt avoidance*¹), care necesită adaptări structurale și fiziologice, în vederea micșorării concentrațiilor de săruri din celule, sau excluderea sării de către membranele celulelor radiculare; prin *avoidance* se mai înțeleg mecanismele protective și cu efect-tampon (de amortizare a stresului) (Larcher, 2008).

În principiu, toleranța la săruri poate fi dobândită prin excluderea (*exclusion*) sau incluziunea (*inclusion*) sării.

¹ *Avoidance* se traduce prin *evitare*, dar și prin *anulare* (termen juridic); prima traducere este mai potrivită, în contextul discutat.

Cercetările au arătat că rezistența la săruri a halofitelor depinde de gradul de adaptare a acestora, implicând anumite aspecte fiziologice, cum ar fi: sechestrarea ionilor, producerea de osmoliți, adaptarea osmotică, succulența, absorbția și transportul selective ale ionilor, răspunsuri enzimatic, excreția sării și controlul genetic.

Batanouny (2001) a propus următoarea schemă a mecanismelor care intervin ca strategii la halofite:

1. Mecanisme de evitare a sării (*avoidance mechanisms*):
 - a. creșterea numai în perioada sezonelor care favorizează salinitatea scăzută, fiind vorba de plante care au un ciclu scurt de viață;
 - b. creșterea numai în habitate cu salinitate scăzută;
 - c. limitarea creșterii rădăcinii și a absorbției apei din straturi diferite ale profilului solului.
2. Mecanisme de limitare a conținutului de săruri (*evasion mechanisms*²):
 - a. selectivitatea ionilor, în detrimentul celor de Na^+ și Cl^- ;
 - b. separarea (îndepărtarea) sării din țesuturile asimilatoare;
 - c. sechestrarea sării în celule, țesuturi și organe;
 - d. retranslocarea sării către rădăcini și eliminarea ulterioară a acesteia;
 - e. filtrarea sării în afara părților aeriene;
 - f. îndepărtarea țesuturilor și organelor saturate (încărcate) cu săruri;
 - g. **secreția sării prin glande salifere sau peri**;
 - h. producerea de rădăcini adventive.
3. Mecanisme de toleranță a sării (*tolerance mechanisms*):
 - a. mărirea rezistenței la săruri a țesuturilor, celulelor, organelor celulare;
 - b. producerea de proteine protectoare;
 - c. reglarea osmotică;
 - d. adaptarea selectivă a citoplasmei față de anumiți ioni;
 - e. mărirea succulenței tulpinii sau frunzei.

Adesea, halofitele sunt clasificate în două tipuri: excretoare și succulente, sau de tipurile *excluders* și *includers* (Koyro, Lieth, 2008); aceasta este o clasificare foarte interesantă, care susține și o mai veche ipoteză de-a noastră, conform căreia o halofită, în general vorbind, nu prezintă ambele strategii evolutive, concomitent. În anumite situații, plantele care evită efectele salinității crescute (cum ar fi cele care-și desăvârșesc ciclul vital în sezonul ploios, când salinitatea este scăzută) sunt considerate halofite facultative.

Mecanismul rezistenței halofitelor la stresul salin de tip NaCl este prezentat, schematic, în schema de la pagina 7; observăm, și în această situație, că secreția sărurilor joacă un rol important în strategiile halofitelor.

² Ne este aproape imposibil să traducem în românește acest termen, pentru a-l deosebi de cel de *avoidance*; traducerea ambilor termeni, din dicționare, indică faptul că aceste sintagme sunt sinonime; acesta este motivul pentru care oferim, adesea, și termenii originali, din engleză, așa cum apar în lucrările pe care le-am consultat.

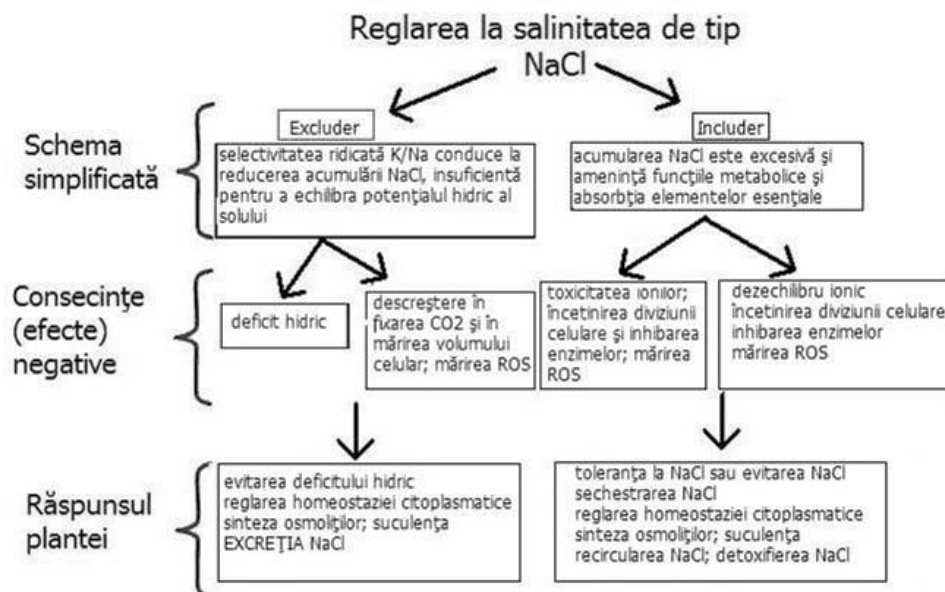
2

DEFINIȚIA ȘI CLASIFICAREA STRUCTURILOR SECRETOARE DE SĂRURI

O altă problemă legată de structurile secretoare de săruri la halofite este, după cum afirmam mai sus, cea legată de terminologie, respectiv de limbajul folosit de autorii care tratează aceste structuri dintr-o perspectivă sau alta.

Ideea principală de la care pornim, când punem în discuție aceste aspecte legate de secreție, este următoarea: plantele (în cazul de față halofitele) au la dispoziție următoarele modalități de a descrește conținutul ionic intern (Stenlid, 1958), care devine toxic, dacă depășește o anumită valoare):

1. translocarea ionilor către alte părți ale plantei;
2. efectele spălării (diluției) de către apa de precipitații;
3. efectele spălării (diluției) soluției solului;
4. secreția și pierderile gazoase din diferitele părți ale plantei;
5. căderea frunzelor și, în general, îndepărtarea părților saturate în săruri.



Schema mecanismelor care asigură rezistența halofitelor la salinitatea ridicată (preluată și adaptată după Koyro și Lieth, 2008) (ROS – *reactive oxygen species*, adică ioni sau molecule foarte mici, care conțin oxigen, radicali liberi, peroxizi și ale căror niveluri cresc foarte mult, în condiții de stres, ceea ce poate produce distrugerii în structurile celulare; este vorba de așa-numitul *stres oxidativ*, n.n.).

În limbajul de specialitate din străinătate a persistat și mai persistă o oarecare inconsecvență în delimitarea unor termeni; astfel, circulă sintagme ca: *excreție*, *secreție*, *recreție*, *exudație*, *exosmoză*, *gutație*.

Eliminarea sărurilor este numită, uneori, de autorii străini (Breckle, 1995) *recreție*; în alte situații, unii autori folosesc termenul de *excreție* (Thomson, 1975; Sharma și Gupta, 1986; Ingrouille, 1992) sau pe cel de *secreție* (Koyro *et al.*, 2006; Marcum, 2006; Naidoo și Naidoo, 2006).

Realitatea este că lipsește și o definiție a glandelor salifere; multă vreme, a existat o confuzie între glandele salifere și hidatode. În general, hidatodele sunt considerate structuri care elimină apă și soluții minerale la suprafața plantei. Haberlandt (1914) a împărțit hidatodele în două tipuri funcționale:

1. hidatode pasive, care au o conexiune directă cu sistemul conducător, la care secreția este un proces de filtrare, aflat sub presiune;
2. hidatode active, care nu au nici o legătură cu sistemul conducător, fiind active în procesul secretor.

Thomson (1975) folosește termenul de glandă cu sensul de hidatodă activă, precizând că glandele sunt structuri specializate pentru secreția ionilor (substanțelor minerale).

Fahn (1988) definea glandele salifere ca: „celule epidermice specializate sau trichomi specializați, care joacă un rol activ în secreția soluțiilor de săruri minerale, conținând adesea și substanțe organice”.

Cât privește mecanismul producerii și eliminării substanțelor la exteriorul plantei, Frey-Wyssling (1935 a,b) a deosebit trei situații distincte, recomandând folosirea a trei termeni:

- a. *excreție*, pentru produșii fazei catabolice (dezasimilatorii) a metabolismului plantei;
- b. *secreție*, pentru substanțele formate în faza anabolică (asimilatoare) a metabolismului plantei;
- c. *recreție*, pentru substanțele eliminate în aceeași stare în care au fost absorbite, deci nemodificate.

Dintre acești termeni, cel mai potrivit pentru a descrie activitatea glandelor salifere este cel de *recreție*; Fahn (1988) era și el de aceeași părere că aceste structuri (ca și hidatodele) elimină substanțele nemodificate metabolic, sau doar puțin modificate.

Cu toate acestea, așa cum arăta și Stenlid (1958), aceste diferențe de nuanță nu prea au mai fost luate în considerație de către autorii de după Frey-Wyssling; pentru Stenlid, termenul de *secreție* pare să fie folosit în cazul substanțelor eliminate prin mecanisme speciale (glande), și nu neapărat pentru o clasă anume de substanțe.

Secreția se referă deci la eliminarea **substanțelor anorganice** (subl. n.) din plantă, iar secreția se referă, în consecință, la secreția substanțelor prin intermediul glandelor salifere sau a altor structuri specializate.

În contextul acestor precizări de nuanță se impune o precizare: într-o lucrare anterioară de halofitologie, de-a noastră (Grigore, 2008a), am afirmat, în cadrul unei paranteze, că sarea, ca denumire generică, ar fi un produs al întregului metabolism al plantei. În lumina acestor detalieri și în sfera conceptului de secreție, credem că afirmația pe care am făcut-o atunci trebuie reconsiderată și privită cu rezervele de rigoare. Dacă ne referim la activitatea glandelor ca la un proces de secreție, atunci sărurile sunt eliminate în stare nemodificată, nemetabolizată, deci așa cum sunt (aproximativ) absorbite.

În acest sens, noi am vom folosi, pe parcursul lucrării, termenul de *secreție* în exprimări generale, în sens larg, cu cel precizat mai sus, de secreție; uneori, când cităm o lucrare științifică, folosim sintagma care apare în textul respectiv, fără a-i anula sensul.

Formațiunile secretoare au fost privite ca niște structuri morfologice care sunt avantajoase pentru halofite, datorită faptului că facilitează reducerea concentrațiilor de săruri, fapt util mai ales pentru țesuturile fotosintetizante, sau cele de depozitare (Koyro *et al.*, 2006). În egală măsură, aceste structuri secretoare sunt privite ca fiind sediul mecanismului de eliminare a ionilor în exces, la unele halofite **profund** (subl. n.) specializate (Sharma și Gupta, 1986).

Glandele salifere au fost identificate și descrise încă de la mijlocul secolului XIX. Considerate la început hidatode sau chiar glande ce secretă calcar (cretă), acestea erau considerate ca fiind o raritate în lumea plantelor. Se pare că primul care a evidențiat și a caracterizat aceste glande a fost Licopoli (1865) (cf. Vuillemin, 1887). Ulterior, autori ca Marloth (1887), Volkens (1884) sau Vuillemin (1887) se ocupă de glande, primul la *Tamaricaceae*, al doilea la *Plumbaginaceae*, iar cel de-al treilea la *Plumbaginaceae*, *Frankeniaceae* și *Tamaricaceae*. Asta numai dacă ne referim la „pionierii”, din secolul al XIX-lea, ai acestui subiect. Ulterior, cercetări din secolul al XX-lea, precum cele ale lui Schtscherback (1910) sau ale lui Ruhland (1915), aprofundează acest domeniu, accentul începând să fie treptat deplasat spre structura mai detaliată, spre funcția și semnificația ecologică a acestora.

Aceste structuri secretoare se găsesc la specii de halofite, din mai multe familii; dintre acestea, unele par să fie mai specializate decât altele: *Plumbaginaceae*, *Frankeniaceae*, *Tamaricaceae*, *Poaceae*. Redăm, în tabelul de mai jos, familiile botanice care cuprind specii ce posedă structuri secretoare (glande și peri secretori) (după Breckle, 1995; Gorham, 1995; Breckle, 2002; Grigore, 2008 a,b).

Familie botanică	Taxoni	Observații
Glande (în sens restrâns)		
<i>Plumbaginaceae</i>	<i>Statice gmelini</i> , <i>Limonium latifolium</i> , <i>Plumbago capensis</i> , <i>P. europaea</i> , <i>Armeria maritima</i> , <i>Aegialitis</i> *, <i>Limoniastrum</i>	* specie de mangrove
<i>Tamaricaceae</i>	<i>Tamarix sp.</i> , <i>Reaumuria palaestina</i> , <i>Myricaria</i> *	*specie rară pe soluri saline
<i>Avicenniaceae</i>	<i>Avicennia marina</i> *	* specie de mangrove
<i>Rhizophoraceae</i>	<i>Ceriops sp.</i> , <i>Bruguiera sp.</i> *	* specii de mangrove, la care prezența glandelor este controversată
<i>Primulaceae</i>	<i>Glaux maritima</i>	
<i>Frankeniaceae</i>	<i>Frankenia sp.</i> , <i>Hypericopsis</i>	
<i>Combretaceae</i>	<i>Laguncularia</i> *	* specie de mangrove
<i>Acanthaceae</i>	<i>Acanthus</i> , <i>Neuracanthus</i> ,	
<i>Convolvulaceae</i>	<i>Cressa</i> , <i>Ipomoea</i> *	* numai la anumite specii, care vegetează pe soluri saline
<i>Myrsinaceae</i>	<i>Aegiceras</i> *	*specie de mangrove
<i>Scrophulariaceae</i>	<i>Cordylanthus</i> , <i>Castelleja</i> *	* numai la anumite specii, care vegetează pe soluri saline
<i>Poaceae</i>	<i>Aeluropus</i> , <i>Distichlis</i> , <i>Spartina</i> , <i>Bouteloa</i> , <i>Buchloe</i> , <i>Cynodon</i> , <i>Coelochrym</i> , <i>Crypsis</i> , <i>Dactyloctenium</i> , <i>Dinebra</i> , <i>Eleusine indica</i> , <i>Enteropogon</i> , <i>Sporobolus</i> , <i>Tetranche</i> , <i>Tetrapogon</i> , <i>Andropogon</i> , <i>Brachiaria</i> , <i>Cenchrus</i> , <i>Chrysopogon</i> , <i>Coix</i> , <i>Dichanthium</i> , <i>digitaria</i> , <i>Echinochloa</i> , <i>Erianthus</i> , <i>Hyparrhenia</i> , <i>Panicum</i> , <i>Paspalum</i> , <i>Paspalidium</i> , <i>Saccharum</i> , <i>Setaria</i> , <i>Sorghum</i> , <i>Tricholaena</i> , <i>Porteresia coarctata</i> , <i>Zoisia</i>	
Peri secretori (veziculari)		
<i>Mesembryanthemaceae</i>	<i>Dorotheacanthus</i> *, <i>Mesembryanthemum</i> *, <i>Psilocaulon</i> * ^o	* numai la anumite specii, care vegetează pe soluri saline; * ^o rară pe soluri saline
<i>Chenopodiaceae</i>	<i>Atriplex</i> *, <i>Chenopodium</i> , <i>Halimione</i> *, <i>Salsola</i>	* unele specii au fost investigate și de noi
<i>Oxalidaceae</i>	<i>Oxalis</i> * (?)	* numai la anumite specii, care vegetează pe soluri saline

Formațiunile secretoare de săruri la acești taxoni sunt considerate ca fiind un mecanism eficient pentru secreția excesului de săruri care se acumulează în țesuturile plantelor (Haberlandt, 1914; Helder, 1956; Scholander, 1968; Scholander *et al.*, 1962; 1965; 1966).

Oricum, există multe alte plante care au trichomi, glande, structuri glandulare, însă numai cercetări amănunțite care să stabilească exact natura produșilor secretați vor putea să precizeze dacă aceste structuri pot sau nu să fie catalogate drept formațiuni secretoare de săruri.

Stocking (1956) sugera ca hidatodele active să fie asimilate cu glandele salifere; uneori, însă, nu se face o distincție clară între glandele salifere și cele care secretă calcar (cretă) (Metcalf și Chalk, 1972).

Oricum, trebuie spus de la bun început că există o mare diversitate structurală și funcțională a structurilor secretoare de săruri, întâlnite la speciile de halofite.

Ele au fost grupate de către Sharma și Gupta (1986) în trei mari categorii, din punct de vedere structural și chiar ultrastructural, și anume:

1. Prima categorie include glandele de la *Tamarix*, *Frankenia*, *Limonium* și multe specii de mangrove. Una din trăsăturile comune ale acestor glande este faptul că ele sunt aproape în totalitate delimitate de un strat cuticular, cu excepția unor mici regiuni, *zonele de transfuzie*, între celulele glandulare cele mai interne și celulele sub-bazale. Cuticula este adesea separată de pereții celulelor secretoare de-a lungul suprafeței externe a glandei, creând o cavitate mare, electrono-transparentă (*compartiment colector*), localizată deci între celulele secretoare și cuticulă. Ca o particularitate, menționăm faptul că între celulele secretoare și cele colectoare din zona de transfuzie sunt prezente numeroase plasmodesme. La rândul lor, celulele secretoare ale glandei sunt și ele interconectate prin plasmodesme. La anumite glande pot să apară protuberanțe de-a lungul pereților celulari ai celulelor secretoare. Celulele secretoare principale prezintă un conținut dens; vacuolele apar în aproape toate celulele secretoare, variind considerabil ca mărime chiar și în cadrul aceleiași celule. Plastidele apar în toate celulele secretoare ale glandei; sistemul lor membranar intern este puțin dezvoltat, fiind constituit cu precădere din vezicule mici și lamele localizate mai ales în regiunile periferice ale organitului.
2. Glandele bicelulare de la graminee (de tipul *Spartina*) pot fi incluse în cel de-al doilea tip structural. Suprafața externă a glandei este acoperită de o cuticulă groasă, dar pereții celulelor bazale sunt necuticularizați.
3. A treia categorie de glande este reprezentată de peri secretori de la specii de *Atriplex*³. Acești peri sunt acoperiți de un strat cuticular,

³ Acești peri secretori sunt tratați de unii autori separat de glandele propriu-zise, deși noi le privim tot ca pe niște glande (în sens larg); de pildă, Lambers, Chapin III și Pons (2008) vorbesc de glande saline veritabile („true salt glands”, orig., p. 299), în opoziție cu trichomii de la specii de *Atriplex*;

având pereții laterali ai celulei – pedicel complet cuticularizați și / sau suberificați. Plasmodesmele pot să fie localizate în pereții dintre celulele epidermice și cele ale celulei – pedicel, precum și în pereții dintre celulele – pedicel și cele ale celulelor veziculare. Vezicula matură are o vacuolă centrală mare, cu citoplasmă periferică, conținând mitocondrii, vezicule mici, dictiozomi și cloroplaste.

Fahn (1988) a împărțit glandele salifere în:

1. Glande care elimină sărurile în vacuolă, fiind situația de la speciile de *Atriplex*; după cum vom mai discuta, sarea este eliminată și acumulată în vacuola celulei veziculare (*bladder*), care se află în vârful unui pedicel (*stalk*), format din 1–3 celule. Vacuola progresează în volum pe măsură ce sarea se acumulează în ea;
2. Glande care elimină sărurile în afara celulelor; în această categorie sunt incluse două tipuri de glande:
 - a. bicelulare, întâlnite la graminee;
 - b. pluricelulare, precum cele de la: *Limonium*, *Tamarix*, *Avicennia*, *Frankenia*.

Glande pluricelulare prezintă și speciile *Cressa cretica* și *Lavatera arborea*, care nu se găsesc incluse în clasificările prezentate mai sus, deoarece au fost descoperite și descrise relativ recent, așa cum vom vedea când le vom trata pe larg; ele ar trebui însă incluse în prima categorie, alături de glandele de la *Limonium*, *Tamarix*, *Avicennia*.

O situație specială și discutabilă o au celulele veziculare de la *Mesembryanthemum crystallinum*, specie care vegetează în habitatele saline și aride ale deșerturilor. Noi le-am inclus în această lucrare în primul rând datorită faptului că specia este recunoscută ca o halofită, prezentând și alte mecanisme interesante, corelate cu adaptarea la asemenea habitate.

În al doilea rând, „premizele” includerii acestor celule veziculare în categoria structurilor secretoare țin și de corelarea structurii cu funcția: celulele acumulează apă și săruri minerale.

Nu putem fi categorici nici în privința terminologiei pe care ar trebui s-o adoptăm și s-o folosim; am fi tentați să-i numim peri secretori (veziculari), cum procedează și alți autori (Breckle, 1995; Gorham, 1995; Breckle, 2002) care îi includ alături de perii de la *Atriplex*. Însă, trebuie să admitem că la *Mesembryanthemum*, nu este vorba de peri, în sens strict, din punct de vedere structural: nu există o celulă bazală, un pedicel și un corp al părului, așa cum suntem obișnuiți să privim o asemenea structură histologică.

Este posibil ca autorii sus citați să fi inclus aceste celule veziculare alături de perii de la *Atriplex*, *Chenopodium*, tocmai pentru a sugera diferența structurală față

însă, glande cu structură de trichomi se întâlnesc și la unele specii din familia *Plumbaginaceae* (a se vedea în rândurile următoare), deși autorii respectivi le privesc tot ca pe niște glande propriu-zise.

de glandele propriu-zise, *tipice* (cum ar fi cele de la *Limonium*, *Avicennia*, *Tamarix*), intenție ce corespunde, într-adevăr, realității. Însă, diferențele față de perii de la *Chenopodiaceae* sunt destul de mari, atât ca structură, cât și ca funcție.

Păreră noastră este că trebuie să vorbim, de fapt, de *celule epidermice veziculare* (CEV, abreviere pe care o vom folosi în text), celule cu funcție de bază acviferă. Deci, ar fi vorba de celule *epidermice*, pentru că ele aparțin, de fapt, epidermei, dar au căpătat o funcție specială în decursul timpului și *veziculare*, pentru că au un volum mult mărit față de restul celulelor epidermice și rol acumulator. Forțând mult lucrurile, am putea spune că CEV de la *Mesembryanthemum* sunt analoage **doar** cu celula veziculară (*bladder*) de la speciile de *Atriplex*.

Dacă este să vorbim strict structural, putem afirma că este cea mai simplă configurație, dintre toate formațiunile secretoare de săruri (deși trebuie spus că funcția CEV este mai curând predominant acumulatorie).

Și în legătură cu perii veziculari de la speciile din familia *Chenopodiaceae* (*Atriplex*, *Chenopodiaceae*) putem face o precizare. Monteil (1906), în remarcabila sa teză de doctorat referitoare la anatomia foliară de la *Chenopodiaceae*, clasifică perii întâlniți la speciile acestei familii în următoarele categorii:

1. peri capitați veziculoși acviferi;
2. peri tectori;
3. peri glandulari și oxaliferi.

După cum putem observa din această clasificare, numai perii din prima categorie sunt susceptibili de a fi tratați în lucrarea de față; este vorba de perii care în literatura anglo-saxonă sunt numiți, așa cum vom mai discuta, *vesicular hairs* sau, simplu, *bladders*.

Facem această precizare pentru a-i deosebi de cealaltă categorie de peri glandulari, pentru că trebuie spus că, în cadrul chenopodiaceelor, unii peri glandulari secretă și alți compuși în afară de ceea ce numim, convențional, săruri; de pildă, uleiuri esențiale, cum este cazul speciilor aparținând genului *Camphorosma*.

Noi trecem în revistă acești peri veziculari (**salini**), în cadrul formațiunilor secretoare de săruri la halofite, în spiritul titlului lucrării de față; este foarte posibil ca limbajul de specialitate să producă mici confuzii, cel puțin în cazul de față, pentru că, așa cum vom mai discuta și în capitolul dedicat acestor structuri, chiar și expresiile din alte limbi pot fi, în unele situații, lipsite de coerență (situația lui Monteil, 1906).

Nu în ultimul rând, se mai impune o remarcă foarte interesantă: întreg conținutul acestei lucrări se referă la structuri secretoare de săruri, despre care se știe, într-adevăr, prin multiple studii realizate (și nu numai de anatomie) că ele secretă săruri. Noi le abordăm ca pe un „adevăr științific” dovedit și „consacrat”, ca pe o strategie bine definită a halofitelor.

Facem această afirmație dintr-un motiv foarte întemeiat: am sesizat la unii cercetători (Garcia, Jauregui și Medina, 2008) care au investigat halofitele, tendința de a considera *orice* structură secretoare, întâlnită la unele din aceste specii, drept secretoare de **săruri** ([...] *poseen tricomas secretors, que podrian estar involucrados en la secrecion de sales*).

Asemenea afirmații trebuie făcute și privite cu prudență, deoarece, pe de o parte, nu orice structură glandulară⁴ întâlnită la halofite secretă săruri, iar pe de altă parte, numai studii complementare celor de anatomie pot certifica, cu siguranță, dacă este vorba despre o secreție salină sau de altă natură. Este, de fapt, un fenomen des întâlnit în rândul cercetătorilor, la care există intenția de a extrapola părților componente anumite trăsături care aparțin clasei, și invers; nu este o greșeală, dar nici un adevăr științific universal, dovedit.

Practic, structurile secretoare ar trebui împărțite și după produsul secretat, ceea ce ar corespunde mai bine realității pe care o aducem în discuție. Mai mult decât atât, dacă este să privim subtil și obiectiv lucrurile, în contextul dat, trebuie să ținem cont și de eficacitatea (randamentul) glandelor salifere în ciclul biologic al plantei. Din acest motiv este posibil ca, uneori, chiar și pe parcursul acestei lucrări, relevanța tratării unor structuri secretoare să fie puțin neclară; noi le tratăm pe toate în sensul ideii de evoluție și adaptare.

Pentru noi, nu este ca și cum am „aștepta” ca o structură să fie „consacrată” în secreția sărurilor, pentru a o aduce în discuție, ci să fie certificată, într-un fel sau altul, de studii care să certifice produsul secreției.

În această accepțiune generală, credem că este foarte probabil să mai existe structuri secretoare de săruri mai puțin cunoscute și la alte specii de halofite, dar numai investigații viitoare vor putea tranșa această problemă.

⁴ Și în limba română, dar mai ales în cea franceză, de unde aproape sigur limba noastră a împrumutat mulți termeni de specialitate, există nuanțe în deosebirea unor termeni, cum ar fi, de pildă, câmpul semantic: *secretor-glandular-glandulos-vezicular* (vezi și pasajul dedicat tezei lui Monteil, 1906).

3

STRUCTURA ANATOMICĂ A FORMAȚIUNILOR SECRETOARE DE SĂRURI

3.1. GLANDE SALIFERE LA SPECII DIN FAMILIA *PLUMBAGINACEAE*

Referindu-ne la familia *Plumbaginaceae*, trebuie subliniat că una dintre trăsăturile cele mai evidente ale reprezentanților ei este tocmai prezența acestor *glande epidermice*, localizate pe frunze și tulpini. De multe ori, structura acestor glande este interpretată diferit de unii autori, deși aceste controverse țin mai degrabă de detaliu și nu neapărat de structura lor fundamentală. Aceste formațiuni au atras atenția botaniștilor încă din a doua jumătate a secolului al XIX-lea, așa cum vom vedea în cele ce urmează.

Atunci când se referă la glandele secretoare ale speciilor de *Plumbaginaceae*, Metcalfe și Chalk (1972) le împart pe acestea în două categorii:

1. Glande de cretă (secretoare de cretă), cunoscute și ca glande Mettenius sau glandele Licopoli, în general prezente pe sau în depresiunile de pe fața inferioară a frunzei și tulpinii; uneori, acestea sunt înconjurate de grupe de celule epidermice alungite sau de către peri simpli. Glandele individuale de acest fel sunt alcătuite din 4 sau 8 celule epidermice, dispuse în palisadă, înconjurate de 1 sau 2 straturi, fiecare compus din 4 celule „anexe”. Pereții dintre celulele secretoare ale glandei și celulele înconjurătoare („anexe”) sunt cutinizați. „Organele” secretoare de acest tip au fost descrise în general ca glande de cretă, pentru că ele exudează depozite de săruri de calciu și apă, sărurile de calciu fiind uneori dispersate pe suprafața frunzei sau a tulpinii prin picăturile de ploaie. Cantitatea de săruri de calciu secretată depinde de natura solului, deși, de exemplu, speciile britanice de *Limonium* investigate de către de Fraine (1916) nu secretă substanțe calcaroase.

2. Glande mucilagigene, bombate, sunt prezente la unii reprezentanți ai familiei *Plumbaginaceae*; cele din axila frunzei bazale și de la fața ei superioară de la *Limonium bellidifolium* și *L. binervosum*, descrise de către de Fraine (1916), sunt formate dintr-un cap ce stă pe o bază compusă din câteva celule cu pereții foarte groși și acoperiți de cuticulă.

Noi o să încercăm să trecem în revistă aceste formațiuni secretoare de săruri în ordinea în care au fost descoperite și descrise, insistând și făcând corelații ori de câte ori este posibil.

Putem spune, de fapt, că secreția și depozitul de cretă de pe suprafața organelor au fost observate chiar cu mult timp mai înainte de evidențierea și descrierea acestor glande. Astfel, Braconnot (1830) (cf. Maury, 1886) a fost primul care a încercat să analizeze această substanță minerală secretată de glande, semnalând totodată existența acestor „formațiuni” speciale de secreție. Tratănd

frunzele mai multor specii de *Statice* cu acid clorhidric, el a obținut o soluție a substanței secretate, pe care a identificat-o ca fiind carbonat de calciu, în care se aflau în suspensie formațiuni transparente, despre care credea că sunt tocmai „organele” ce ar fi produs această substanță carbonată. A fost însă o observație care a rămas mult timp necunoscută botaniștilor de mai târziu.

Primul care a făcut o descriere histologică a acestor „organe” secretoare de carbonat de calciu a fost Licopoli (1867) (cf. Maury, 1886). El a descris într-o manieră completă modul de formare a acestor „organe” la *Limoniastrum monopetalum*, numind producțiile calcaroase ale acestor „organe” *macchie bianche*. Către extremitatea frunzelor foarte tinere a observat mici mameloane formate din 4 celule, deasupra nivelului epidermei, care circumscriu un spațiu pătrat. Într-un stadiu mai avansat de dezvoltare a plantei a putut constata un număr mai mare de celule. Ca urmare a creșterii în grosime a frunzei, aceste celule par să se afunde în mezofil și spațiul circumscriș de acestea devine, de fapt, o cavitate. În centrul și în partea bazală a acestei cavități, care constituie astfel partea externă a „organului”, se găsesc 4 celule provenind din două diviziuni succesive ale unei celule-mamă primitivă, care vor forma „organul” propriu-zis. Aceste 4 celule se alungesc perpendicular pe epidermă; definitivându-și întreaga dezvoltare, acestea se separă unele de altele, în așa fel încât lasă între ele un meat deschis spre exterior, închis spre interior de pereții celulelor care rămân alipite la partea inferioară. Rezultă astfel un „buzunar” (*borsetta*) cu pereții dubli; aceștia sunt mai mult sau mai puțin apropiați unii de alții.

De Bary (1877, 1884) a legat glandele plumbaginaceelor de secreția carbonatului de calciu, care se găsește adesea sub formă de depozite de mase granulare pe suprafața frunzelor unor specii de *Plumbago*, *Statice*, *Armeria*; acest „sediment” pare să nu fie în legătură directă cu extremitățile fasciculelor vasculare⁵. El a descris acest „organ” secretor într-o manieră diferită; era de părere că acesta este format din 8 celule, provenite din diviziunile unei singure celule-mamă primitivă, care are, în secțiune superficială, formă rotundă sau pătratică. Prin două diviziuni ale peretelui celular, perpendicular pe suprafață și unul pe celălalt, această celulă este împărțită în patru. Fiecare din acestea se divide la rândul ei din nou, în așa fel încât una din noile celule are formă triunghiulară și este internă, iar cealaltă este dreptunghiulară și periferică. Celulele grupului nou-constituit au pereții subțiri, conținând o protoplasmă densă, cu granulații foarte fine. La multe specii, pereții lor externi se termină la suprafață; la altele, cum ar fi la *Statice alata*, *S. purpurea*, *S. monopetala*, ei formează baza unor depresiuni adânci.

⁵ Observație în spiritul clasificării lui Haberlandt (1914) și a asimilărilor (chiar confuziilor) ulterioare dintre glande și hidatodele active, neafiate în relație cu sistemul vascular.

Volkens (1884) și Woronin (1885) au preluat descrierile făcute de De Bary (1877), precum și interpretările acestuia. Se pare că nu cunoșteau rezultatele lui Licopoli de vreme ce nu se pomeneste nimic despre interpretările acestuia. Volkens (1885) a păstrat structura de bază, cu 8 celule, a acestor glande, arătând că sunt dispuse neregulat și că au rol de eliminare a apei, fiind „ventile de siguranță” care intră în acțiune atunci când raportul absorbție/transpirație se modifică. După părerea acestuia, eliminarea surplusului de săruri de calciu are loc sub formă de carbonat acid. La *Statice limonium*, celulele adiacente glandei devin proeminente, formând niște denivelări conice. Putem urmări reprezentările grafice ale acestor glande, la diferite specii de *Plumbaginaceae*, în figurile 1–7.

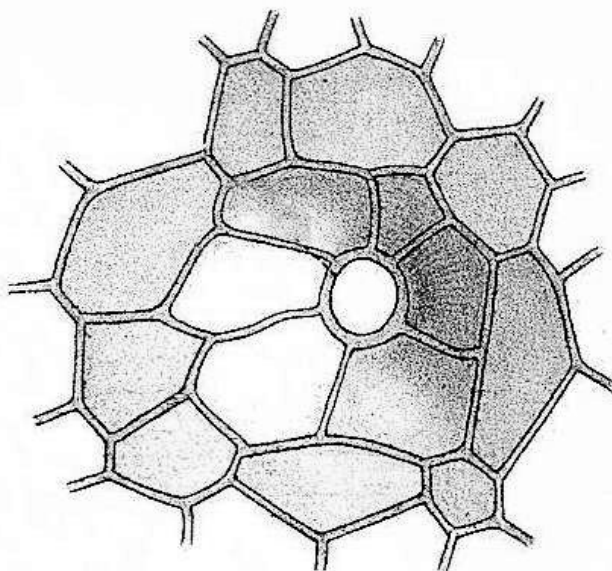


Fig. 1. Structura glandei la *Statice limonium*, văzută de față (după Volkens, 1884).

Maury (1886) încearcă să explice structura glandelor de la *Plumbaginaceae*, arătând posibilele motive pentru care alți autori au fost de părere că la baza acestor structuri stau 8 și nu 4 celule. „Organul”, văzut prin fața sa superioară, pe o mică porțiune a epidermei, se prezintă sub forma unui cerc divizat în patru sectoare de două diametre perpendiculare unul pe altul. Fiecare din aceste sectoare *pare* (subl. lui Maury, în text) divizat el însuși în două de o linie tangențială, mai puțin netă decât a celorlalte sectoare. De fapt, este vorba chiar de peretele intern al fiecărei celule secretoare, care mărginește spațiul intercelular central; acest perete corespunde, deci, acestei linii (ceea ce se observă cel mai bine pe o secțiune longitudinală a „organului”).

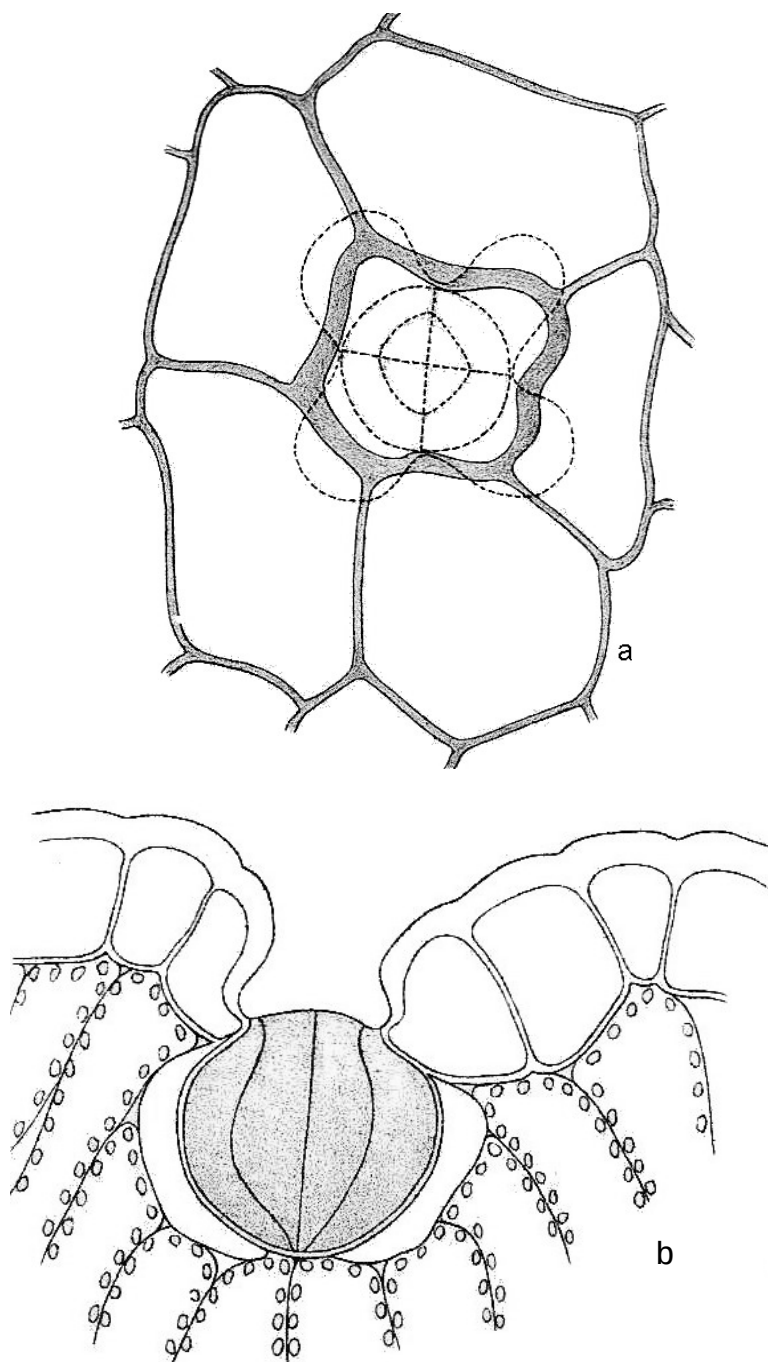


Fig. 2. Structura glandelor la *Limoniastrum monopetalum*: a – văzută de față;
b – văzută în secțiune transversală (după Volkens, 1884).

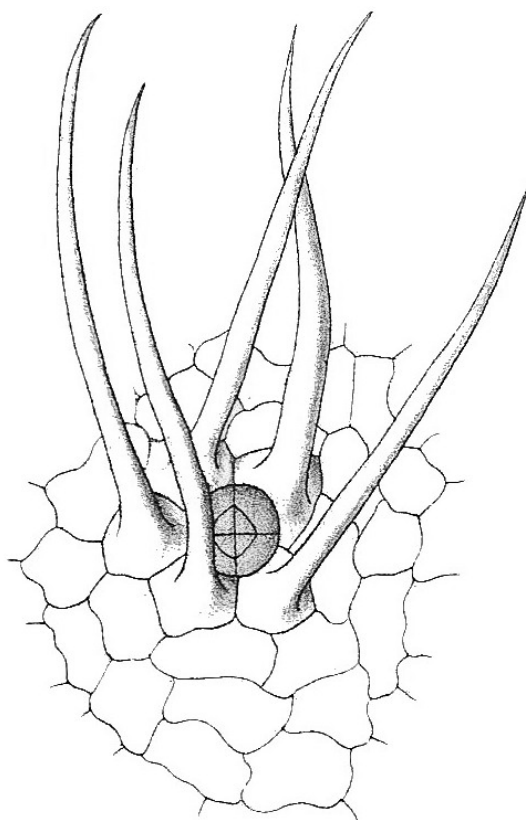


Fig. 3. Structura glandei la *Statice latifolia*: văzută de față (după Volkens, 1884).

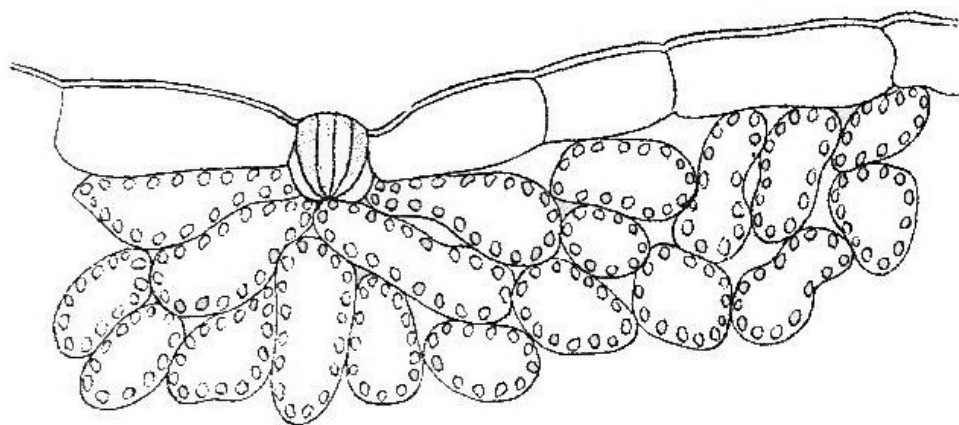


Fig. 4. Structura glandei la *Statice occidentalis*: văzută în secțiune transversală (după Volkens, 1884).

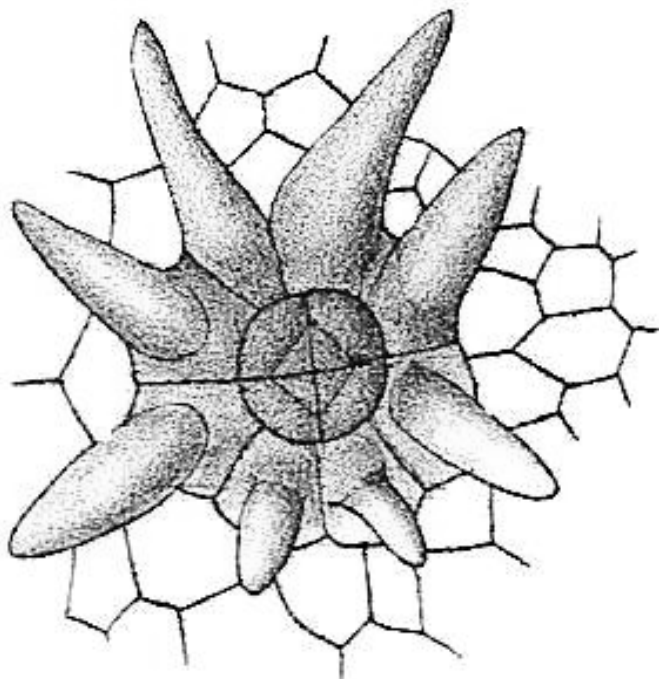


Fig. 5. Structura glandei la *Statice pruinosa*: văzută de față
(după Volkens, 1884).

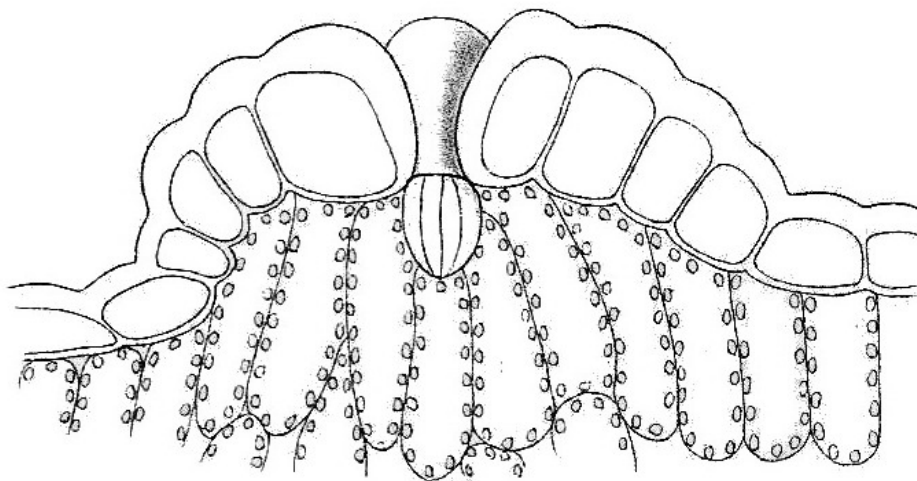


Fig. 6. Structura glandei la *Statice rhodia*: văzută în secțiune transversală
(după Volkens, 1884).

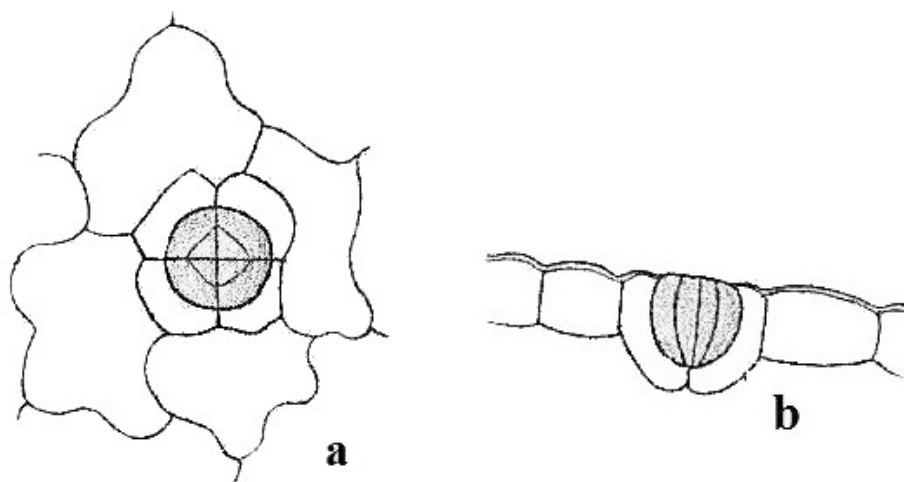


Fig. 7. Structura glandei la *Plumbago larpentae*:
a – văzută de față; b – văzută în secțiune transversală (după Volkens, 1884).

Celulele secretoare sunt curbate, unite între ele prin părțile lor inferioare, dar libere, în rest, pe toată lungimea lor. Deși substanța produsă se amestecă în acest spațiu intercelular, acesta se dilată pe la mijlocul înălțimii celulelor, ale căror capete superioare rămân apropiate, astfel încât cantitatea de substanță secretată nu este foarte mare. Tensiunea internă a acestor 4 celule provoacă ieșirea produsului prin presiunea exercitată de pereții spațiului intern asupra lichidului. Acest mecanism al eliminării lichidului este corelat de Maury numai cu o structură construită pe 4 celule. Părerea acestui autor este că, dacă ar fi 8 celule, substanța ar fi pur și simplu exudată de fața externă a „organului”. În altă ordine de idei, de Bary (1877), Volkens (1884) și Woronin (1855) erau de părere că lichidul calcifer este eliminat la exterior printr-un simplu fenomen osmotic.

Maury a făcut și o serie de experimente pe unele specii de *Plumbaginaceae*, în special cu privire la formarea și natura eflorescențelor albe, alcătuite din filamente foarte fine de săruri, de pe suprafața organelor de la *Plumbago capensis* și *P. zeylanica*. În urma acestor experimente au fost formulate și câteva concluzii:

1. substanța minerală secretată de „organele” Licopoli ia forma unor filamente ca urmare a presiunii exercitate asupra cavității centrale a organului de către cele 4 celule secretoare;
2. în condițiile unei atmosfere umede sau în prezența apei (de ploaie, stropiri), substanța minerală se hidratează, nemaipăstrându-și forma de filamente, ci luând forma unui mic disc la suprafața epidermei;
3. rolul acestei substanțe minerale nu poate fi asimilat decât cu cel al perilor de la alte plante; autorul opinează că este vorba de un rol de reglare a transpirației.

Acest din urmă aspect este argumentat astfel de Maury: plumbaginaceele care trăiesc în medii deșertice sau maritime sunt obligate să suplinească absența perilor prin acumularea la suprafața lor a unei substanțe minerale. Speciile deșertice, cele de *Limoniastrum*, un anumit număr de specii de *Statice* sunt acoperite de un înveliș calcaros, care le protejează de o transpirație prea ridicată. Dovadă că ar putea fi așa ar fi că speciile de *Armeria*, *Acantholimon*, care trăiesc în zona de munte, sunt afectate într-o măsură mai mică de aceste influențe. Speciile de *Plumbago* vegetează în cea mai mare parte în locuri umbrite și astfel „organele” lor Licopoli sunt mai puțin abundente.

Dacă Maury (1886) era foarte convins că poate demonstra structura bazată pe 4 celule a acestor „organe” Licopoli, Vuillemin (1887) afirma că structura cu 8 celule secretoare este foarte ușor de argumentat. Pereții acestor celule, deși subțiri, se dizolvă ușor în reactivi; celulele anexe sunt persistente și limitele lor sunt marcate de margini rezistente și cutinizate, care se reunesc la baza glandei. Aceste margini sunt carenate și urmate de două expansiuni laterale, aplicate exact pe linia de legătură care separă celulele anexe. Acestea din urmă formează astfel o barieră neîntreruptă între celulele glandulare, pe de o parte, și parenchim și epidermă, pe de altă parte; nicio substanță nu trece de la unele la altele fără a trece de celulele anexe. Crestele cutinizate au o dispoziție destul de constantă la diversele genuri ale familiei *Plumbaginaceae*; fiecare dintre acestea este formată dintr-o parte laterală și una profundă. Partea laterală formează un triunghi cu vârful îndreptat spre interiorul glandei; cele 4 segmente profunde, dispuse în cruce, se află aproape într-un plan paralel cu suprafața epidermei.

Spre deosebire de Maury (1886), care afirma că „organele” de la *Limoniastrum monopetalum* sunt pline cu substanțe calcaroase, Vuillemin (1887), investigând aceeași specie, nu a pus în evidență acest fapt. El a folosit altă metodă de investigații: a ars un fragment de frunză în potasiu; această acțiune, chiar și un timp îndelungat, nu modifică produsul calcaros. Epiderma se disociază cu ușurință și fiecare glandă izolată rămâne aderentă la masa excretată. Procesul de dizolvare a făcut să dispară pereții subțiri care separă celulele glandulare; celulele anexe persistă adesea împreună cu crestele cutinizate care le susțin și le separă. Examinând acest tip de „schelet” (la *Limoniastrum monopetalum* – fig. 8 și *Statice latifolia* – fig. 9) se poate observa glanda complet liberă, goală, deși calcarul acoperă fața externă. Concrețiunea mulată pe diverticulele camerei interne (spațiului intern), care precede glanda, este formată din două părți unite printr-o strangulație (constricție); partea externă, etalată la suprafața epidermei, și cea internă, de formă cvadrilobată, amintind chiar de forma glandei propriu-zise.

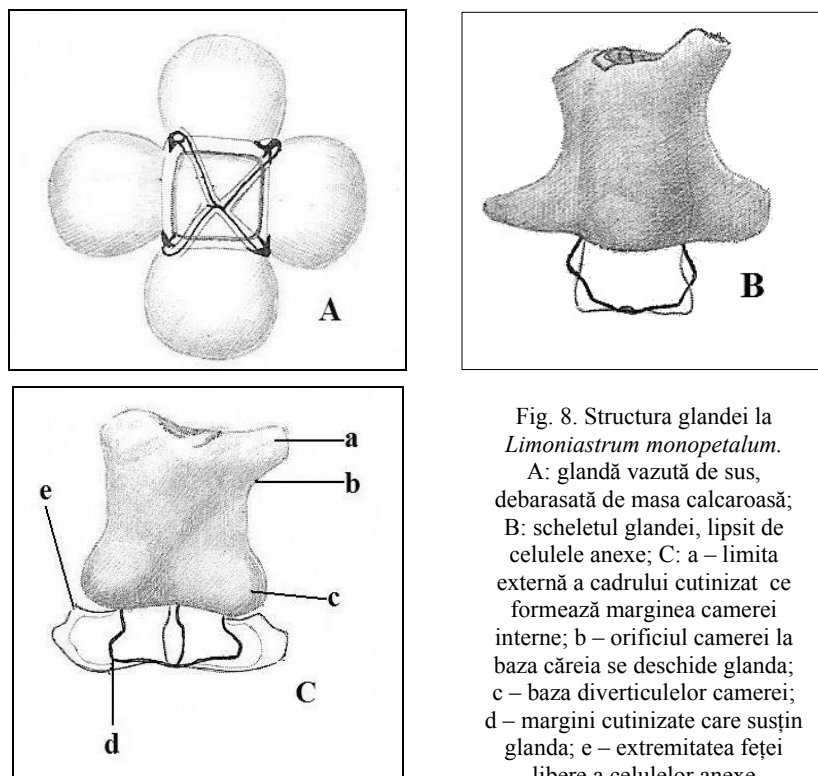


Fig. 8. Structura glandei la *Limoniastrum monopetalum*.

A: glandă văzută de sus, debarasată de masa calcaroasă; B: scheletul glandei, lipsit de celulele anexe; C: a – limita externă a cadrului cutinizat ce formează marginea camerei interne; b – orificiul camerei la baza căreia se deschide glanda; c – baza diverticulelor camerei; d – margini cutinizate care susțin glanda; e – extremitatea feței libere a celulelor anexe (după Vuillemin, 1887).

La *Statice imbricata* (fig. 10a–e) există 6 celule, separate de pereți oblici foarte subțiri. De fapt, sunt 4 celule glandulare flancate de două celule anexe. Pereții celulozici subțiri, care se întind între celulele anexe și elementele secretoare, sunt aproape întotdeauna mascați, în parte, de margini cutinizate. De regulă, celulele glandulare proemină la suprafața frunzei, deoarece celulele anexe sunt afundate între glandă și porțiunile adiacente ale epidermei.

Celulele parenchimatice capătă o formă alungită și o dispoziție în palisadă (cu meaturi foarte reduse) la nivelul glandei (fig. 10b). Celulele anexe, în porțiunea unită cu epiderma au adesea o grosime mult mai mare decât în porțiunea profundă. Celulele epidermice sunt prevăzute cu punctuații atât pe fețele lor laterale (fig. 10d), cât și pe fața lor profundă (fig. 10e). Aceste punctuații sunt răspândite uniform pe fețele laterale și grupate pe cea profundă în suprafețe rotunjite (aceste suprafețe corespund inserției celulelor parenchimatice), cele opace corespund meaturilor intercelulare.

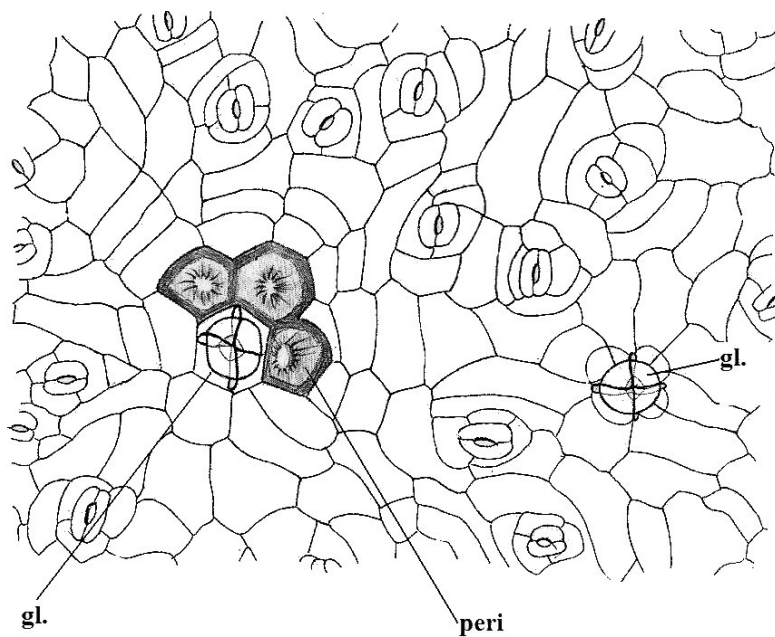


Fig. 9. *Statice latifolia*. Epiderma etalată, văzută de față. În figură sunt reprezentate atât glande „libere” (gl.), cât și glande însoțite de peri (după Vuillemin, 1887).

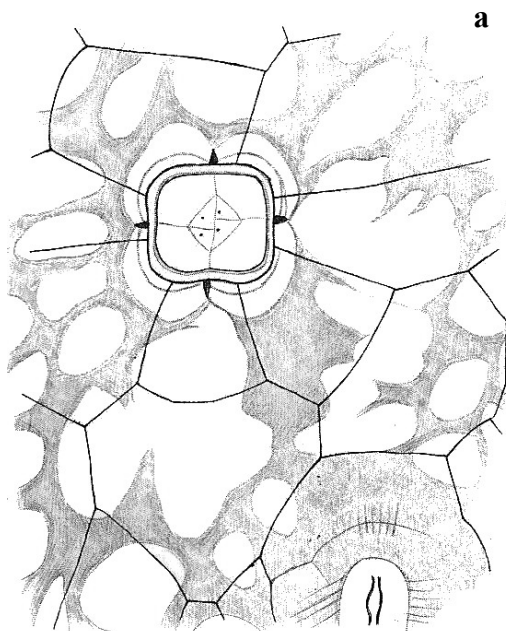


Fig. 10

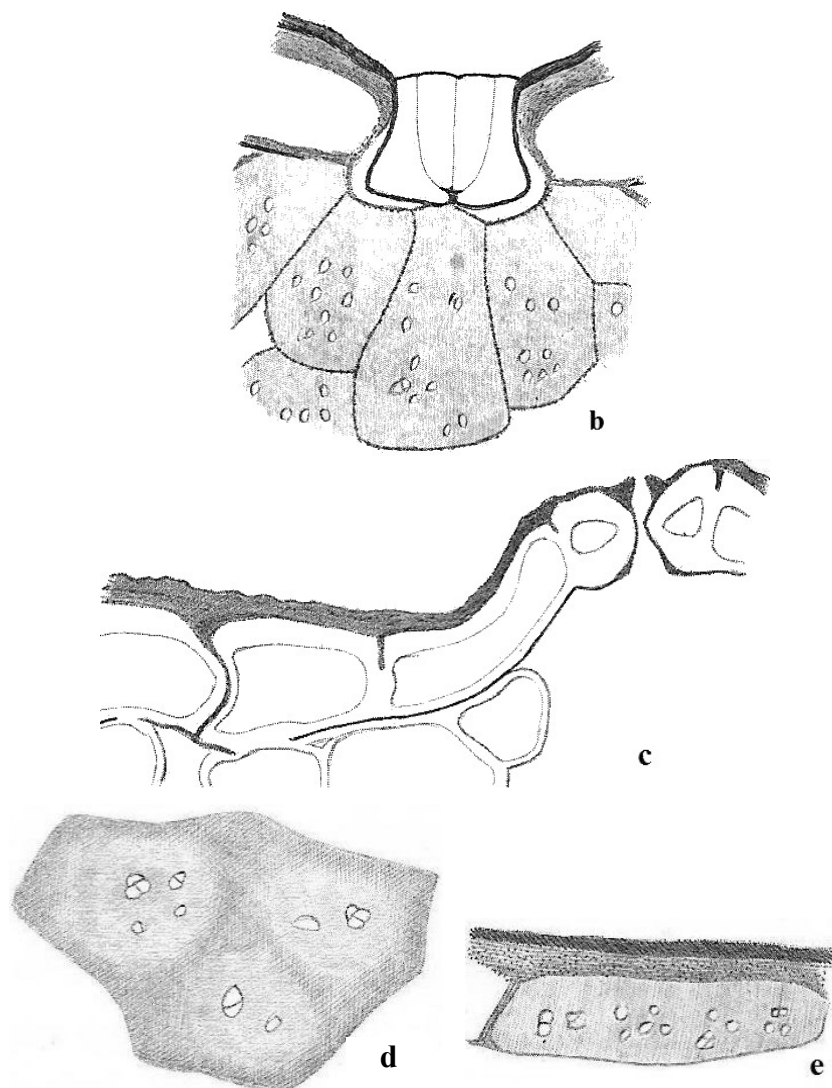


Fig. 10. Glandă secretoare la *Statice imbricata*: a – rețeaua cuticulară a feței profunde a epidermei, continuată în vecinătatea unei stomate; b – glanda în secțiune transversală (cu 4 celule secretoare și două celule anexe); c – secțiune transversală evidențiind poziția cuticulei în vecinătatea unei stomate; d – fața profundă a unei celule epidermice izolate prin disocierea și îndepărtarea cuticulei; e – fața laterală a unei celule epidermice) (după Vuillemin, 1877).

Cuticula este întreruptă la nivelul camerelor hipostomatice (fig. 10c), deși este fenestrată în restul întinderii sale.

În general, structura de bază a glandelor evidențiate și studiate de Vuillemin la speciile de *Plumbaginaceae* se menține constantă. Din cele 8 celule glandulare,

numai 4 sunt excretoare. Cele două șiruri de celule sunt uneori asemănătoare prin conținutul lor închis și fin granular, ceea ce le deosebește clar de celulele anexe și de elementele epidermice sau corticale. Schimbările se realizează cu ușurință între ele, datorită faptului că pereții lor sunt subțiri. Celulele secretoare externe comunică cu ușurință cu celulele anexe, prin osmoză, de-a lungul pereților, care sunt de asemeni subțiri, dar sunt izolate de acestea din urmă prin alte țesuturi ale frunzei. Crestele cutinizate împiedică orice comunicare între celulele parenchimului și celulele glandulare, în spațiul interstițial care separă celulele anexe; asigurând o sudură precisă a acestora din urmă, ele previn formarea unui meat la nivelul lor. La speciile la care celulele anexe sunt foarte dezvoltate și sudate lateral pe o porțiune din întinderea lor, ca la *Limoniastrum guyonianum* (fig. 11), o placă cuticulară pătrunde între ele și se bifurcă la fața lor externă, în așa fel încât să prevină dezlipirea pereților. Celulele anexe sunt în legătură cu celulele epidermice și cu celulele parenchimatice; reprezentând puntea de legătură între țesuturile frunzei și glandă; din acest punct de vedere se comportă ca și celulele bazale ale perilor glandulari.

Autorul sus citat consideră cele două structuri anatomice, glanda și părul, ca fiind omoloage. Celulele anexe ar corespunde piciorului, iar celulele secretoare, capului unui păr glandular, însă unul care a suferit o scurtare extremă.

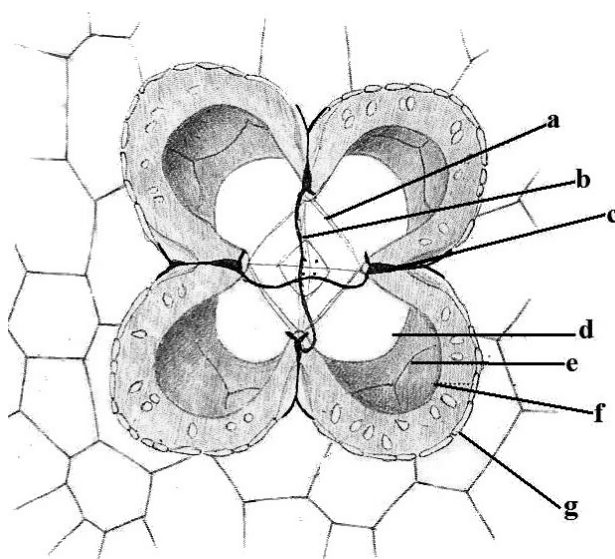


Fig. 11. Structura glandei la *Limoniastrum guyonianum*: a – cadrul ce delimitează suprafața liberă a celulelor secretoare; b – creste cutinizate care susțin glanda; c – prelungirea creștelor între celulele anexe; d – orificiul camerei la baza căreia se deschide glanda; e – limita externă a cadrului cutinizat ce formează marginea camerei; f – baza diverticulelor camerei; g – porțiunea cea mai externă a celulelor anexe) (după Vuillemin, 1887).

Porțiunea superficială a celulelor glandulare se deosebește de ceilalți pereți printr-o cutinizare totală. Placa cutinizată a fost observată cel mai bine pe o epidermă văzută de față. La *Statice tatarica* (fig. 12), profunzimea camerei care precede glanda (și are aproape aceeași grosime cu cea a epidermei) și placa se găsesc la nivelul feței profunde a acestui strat. Tratând epiderma cu o soluție de clor-iod, autorul a observat-o sub forma unei lame violete, întreruptă de discuri galbene (ce corespund glandelor). Fiecare disc lasă încă impresia a doi pereți despărțitori, dispuși în cruce și a altor patru pereți dispuși în romb. Suprafața este de asemenea împărțită în 4 triunghiuri, apropiate de centru, și 4 trapeze vecine la periferie.

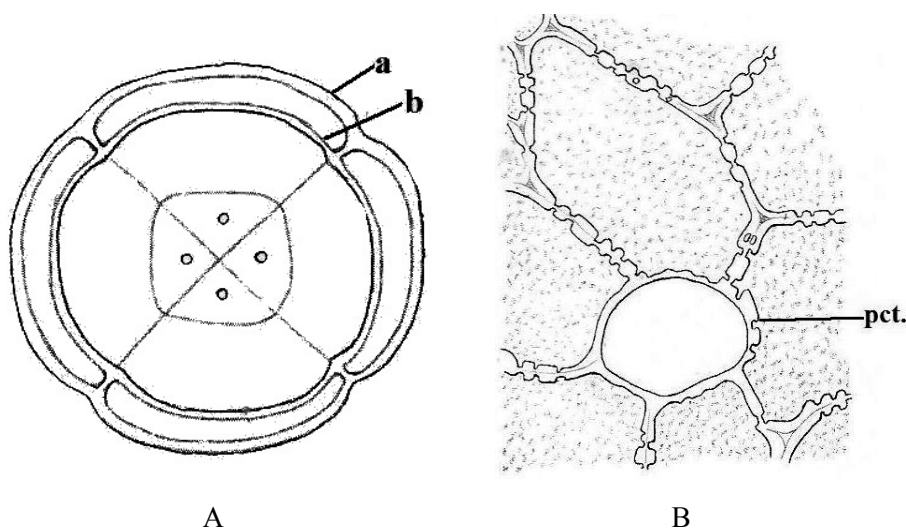


Fig. 12. *Statice tatarica* (A): cuticula de la fața externă a glandei. a – orificiul camerei la baza căreia se deschide glanda; b – cadru ce delimitează suprafața liberă a celulelor secretoare; (B): punctuațiile pereților celulelor (pct) care fac legătura între celulele epidermice și celulele anexe ale glandei (după Vuillemin, 1887).

Wilson (1890) realizează un studiu histoanatomic foarte extins și amănunțit în cu privire la glandele întâlnite la reprezentanții familiei *Plumbaginaceae*. Acest autor reia părerea lui Maury (1886), care afirma că aceste glande ar fi fost descoperite de Licopoli, în anul 1865, deși Mettenius le-a descris și figurat în anul 1856. Mettenius se referea la apariția acestor glande la *Armeria*, *Statice*, *Goniolimon*, *Limoniastrum* și *Plumbago*, insistând mai mult asupra funcției lor secretoare de carbonat de calciu („cretă”). Mettenius credea că o glandă este formată din patru celule, deși se pare că pe una din figurile sale, reprezentând o glandă de la *Plumbago europaea*, apar de fapt opt celule, așa cum relatează Wilson (1890).

În 1866 (potrivit relatării lui Wilson), Licopoli era de părere că aceste organe sunt asemănătoare cu stomatele de la *Marchantia*, dar în 1878 (cf. Wilson, 1890), își schimbă părerea despre natura secreției lor și le numește, în consecință, *glande calcigene* („*calciferous glands*”, în traducerea lui Wilson). Acesta este motivul pentru care Wilson folosește în studiul său termenul de „glandele (lui) Mettenius” atunci când tratează despre glandele ce secretă carbonat de calciu.

Revenind la studiul lui Wilson, trebuie spus că numărul taxonilor luați în studiu este de-a dreptul impresionant: aproape 100 de specii, aparținând genurilor *Aegialitis*⁶, *Acantholimon*, *Statice*, *Armeria*, *Limoniastrum*, *Plumbago*, *Ceratostigma*, *Vogelia*. Acesta este motivul principal pentru care ne vom opri mai pe larg asupra studiului lui Wilson.

Cât privește **glandele Mettenius**, descrierea făcută de către de Bary (1877, 1884) i se pare lui Wilson cea corectă; Wilson nu a putut evidenția acea cavitate centrală, figurată de Maury.

La *Statice pruinosa*, în fiecare din cele patru celule interne ale glandei se găsește, de regulă, un corpuscul întunecat, presupus a fi nucleul (fig. 13). Celulele care înconjoară orificiul glandei sunt de obicei asemănătoare cu celulele epidermice. La glandele localizate pe pedicelul floral al acestei specii are loc următorul fenomen: celulele care înconjoară glanda se largesc progresiv, formând o „rozetă” evidentă. Treptat, se pot surprinde diferite stadii ale acestor transformări, în așa fel încât glanda ajunge să fie mărginită de trei sau mai multe șiruri de celule radiare (fig. 13).

La *Statice rosea*, pe ambele fețe ale frunzei se formează glande asemănătoare cu cele descrise la specia precedentă. În figura 14 se poate observa o astfel de glandă, cu diametru de 4 mm, care este mărginită la partea sa inferioară de un depozit de carbonat de calciu, rezultat din dezorganizarea celulelor cu pereți groși (celule figurate cu negru mai închis pe figură).

O situație oarecum asemănătoare este întâlnită și la *Statice articulata* (fig. 15), la care celulele epidermice din jurul glandei sunt adesea supraînălțate sub forma unor papile de formă conică. Dispoziția lor este de obicei neregulată și pot să apară fie solitar, fie grupate, însă fără nicio legătură cu glanda.

La *Statice cordata*, glandele de pe fața superioară a limbului sunt delimitate de celule mari, mai proeminente în partea lor inferioară decât în cea superioară (fig. 16).

La genul *Limoniastrum*, reprezentat prin speciile *L. monopetalum* și *L. guyonianum*, glandele Mettenius au o formă caracteristică, funcționând în mod evident ca „organe” secretoare de carbonat de calciu („cretă”).

⁶ *Aegialitis annulata* este o specie de mangrove; o tratăm și aici, pentru a avea o viziune de ansamblu asupra familiei *Plumbaginaceae*, dar și la secțiunea dedicată glandelor speciilor de mangrove, care reprezintă un grup heterogen de halofite.

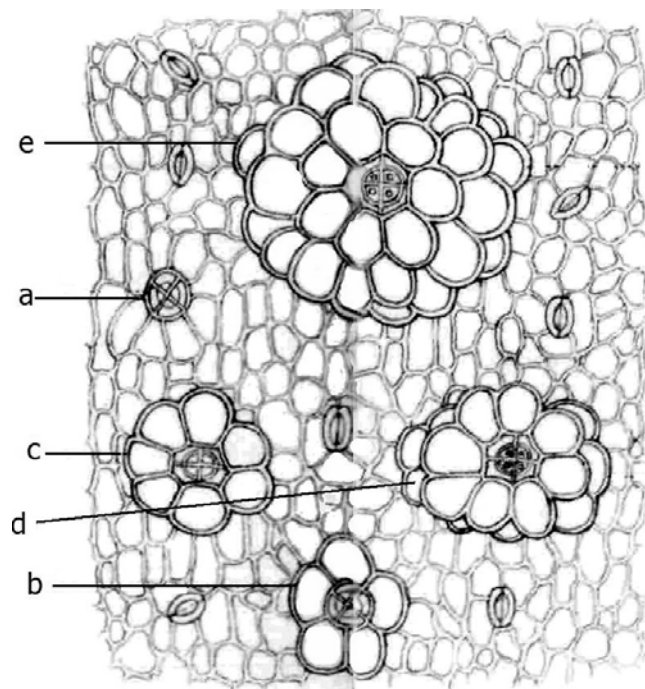


Fig. 13. Glandă Mettenius propriu-zisă (a) la *Statice pruinosa* : b-e: stadii succesive ale formării „rozetelor” din jurul glandei propriu-zise (după Wilson, 1890).

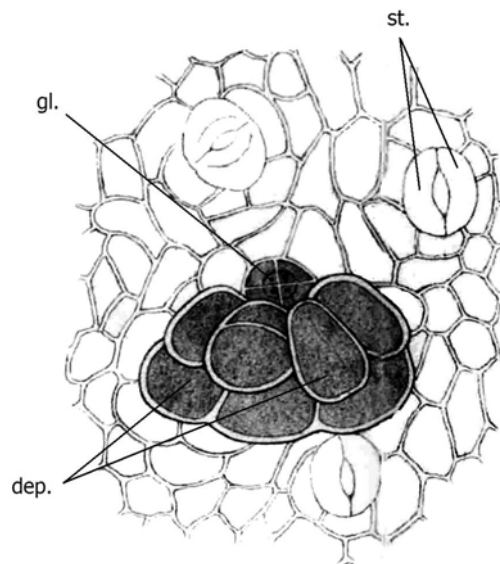


Fig. 14. Glandă Mettenius la *Statice rosea*: gl. – glandă; dep. – depozit de carbonat de calciu; st. – celule stomatice (după Wilson, 1890).

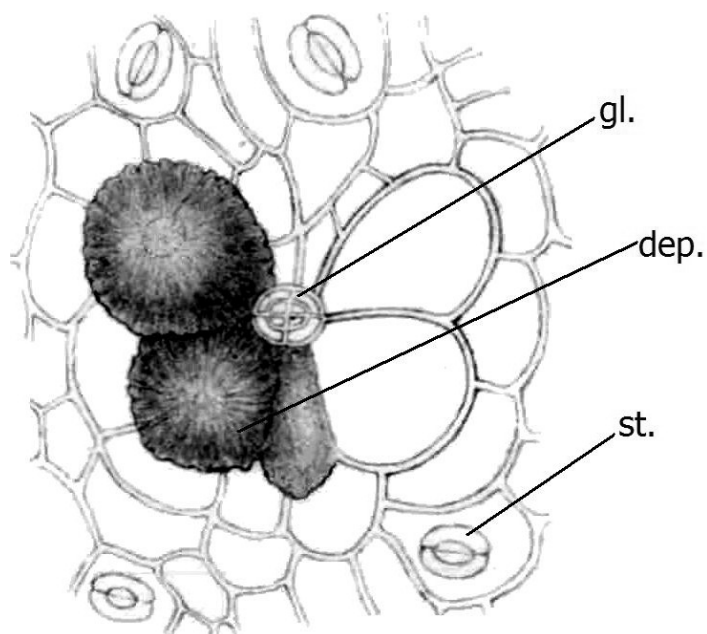


Fig. 15. Glandă Mettenius la *Statice articulata*: gl. – glandă; dep. – depozit de carbonat de calciu; st. – celulă stomatică (după Wilson, 1890).

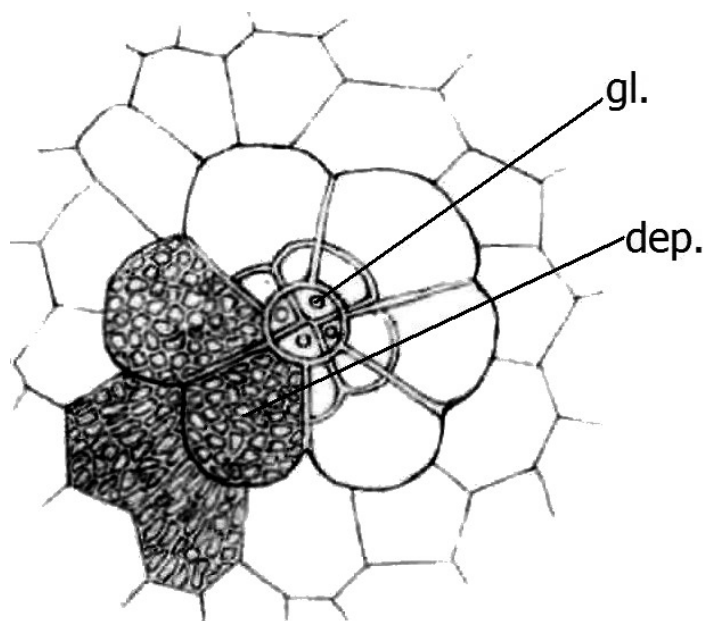


Fig. 16. Glandă Mettenius la *Statice cordata*: gl. – glandă; dep. – depozit de carbonat de calciu (după Wilson, 1890).

Aceste glande se termină afundat la baza unor depresiuni cupuliforme. Depozitele de carbonat de calciu, rezultate în urma secreției acestor glande sunt evidente la *Statice macrorrhabdos* (fig. 17).

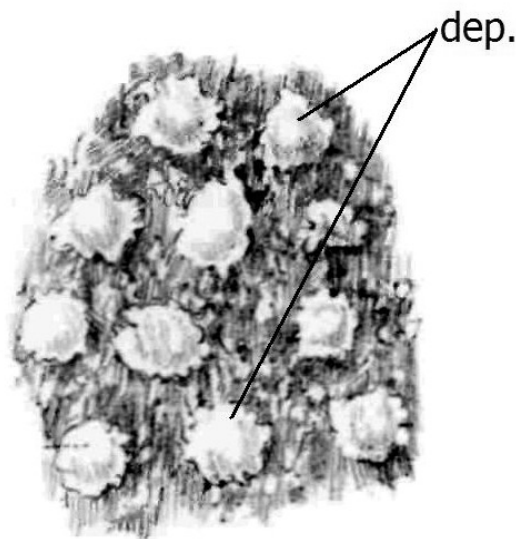


Fig. 17. *Statice macrorrhabdos*. Depuneri de carbonat de calciu (dep.) pe suprafața frunzei (după Wilson, 1890).

Perii, considerați ca niște forme dezvoltate ale papilelor, sunt în legătură cu glandele Maettenius la puține specii de *Statice* investigate de Wilson (*S. articulata*, *S. pubescens*, *S. puberula*). Woronin (1885) a identificat aceeași situație la *S. sareptana*, Maury (1886) la *S. elata*, iar Volkens (1884) la *S. latifolia*.

La *Statice puberula*, glanda este însoțită, de obicei, de 4–6 peri, grupurile de peri fiind plasate atât de aproape unul de celălalt încât adesea vin în contact (fig. 18, unde este reprezentat un singur păr).

La *Plumbago europaea*, glandele Mettenius sunt adesea localizate la o anumită distanță față de epidermă, pe niște emergențe ale marginii limbului (fig. 19); acestea sunt alcătuite din elemente îngroșate, cele mai externe fiind vizibile la vârf, închizându-le pe cele centrale sub formă de spirală.

În general, glandele apar în niște depresiuni longitudinale pe suprafața tulpinilor de *Plumbago*, oferind o impresie striată atunci când carbonatul de calciu este secretat. Ele sunt prezente pe frunzele și bracteele tuturor speciilor de *Acantholimon*, *Statice*, *Armeria*, *Plumbago*, *Ceratostigma*, *Limoniastrum* și *Vogelia*, investigate de Wilson (1890).

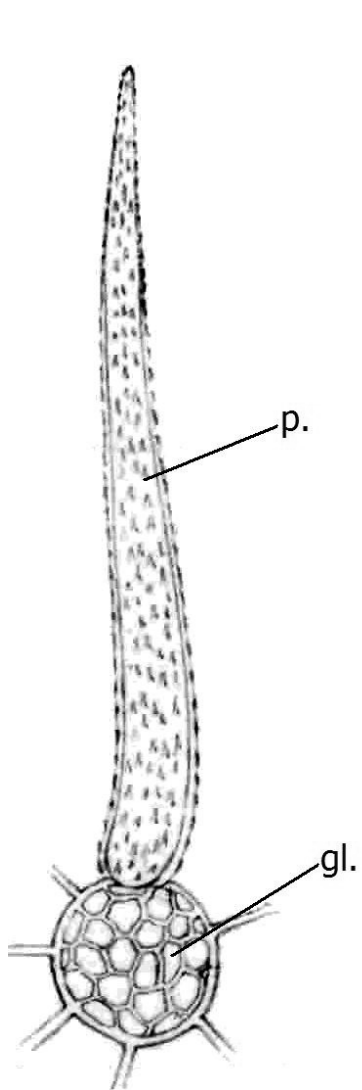


Fig. 18. Păr (p.) asociat unei glande Mettenius (gl.) la *Statice puberula* (după Wilson, 1890).

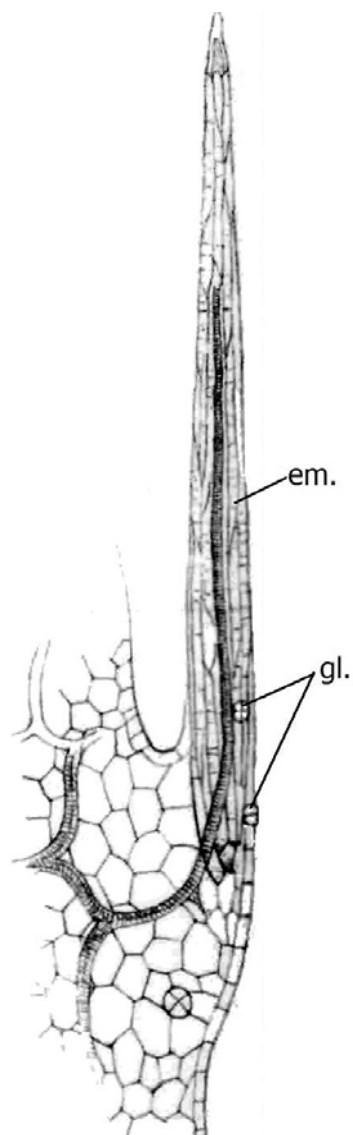


Fig. 19. Glande Mettenius (gl.) la *Plumbago europaea*, localizate peemergente (em.) ale marginii frunzei (după Wilson, 1890).

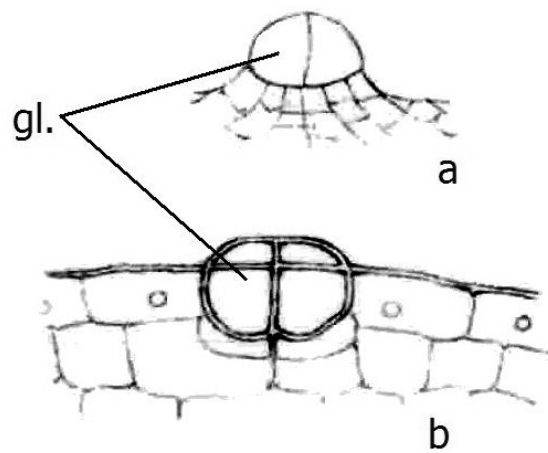


Fig. 20a,b. Stadii ale dezvoltării glandei Mettenius (gl.) la *Plumbago micrantha* (după Wilson, 1890).

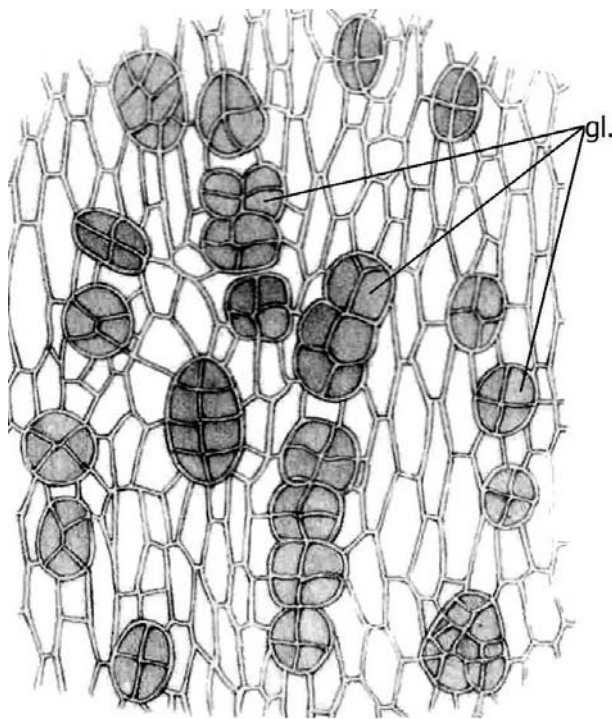


Fig. 21. Grupuri de celule bazale ale glandei Mettenius (gl.) la *Plumbago micrantha*, în diferite stadii de dezvoltare (după Wilson, 1890).

Pe marginile frunzei de la *Plumbago micrantha*, glandele (fig. 20) apar inițial sub forma unor celule, care se divid apoi în patru, fiind afundate sub nivelul epidermei. La această specie este semnalată o situație interesantă: în oricare punct al liniei mediane de pe fața superioară a unei frunze tinere, în plină creștere, pot fi observate glande Mettenius aflate în diferite stadii de dezvoltare (fig. 21).

Aegialitis este singurul gen investigat de Wilson, la care nu au fost puse în evidență glande Mettenius tipice.

Wilson (1890) a pus în evidență și **glandele mucilagigene** la reprezentanții familiei *Plumbaginaceae*, în special la specii de **Statice**; existența lor este atestată de prezența unei secreții transparente, incolore, vâscoase, acumulată consistent la baza pețiolului. Însă ele pot fi localizate și în tecile frunzelor, la toate speciile de *Statice* examinate de autorul sus numit. De cele mai multe ori, ele nu variază decât prin mărime și număr; conturul lor este în general oval. Se găsesc în număr mai mare în zona de contact dintre tulpină și frunză, fiind concentrate mai mult la nivelul frunzei.

În multe situații, aceste glande sunt atât de numeroase încât ajung să se suprapună, ca la *Statice macrorrhados* (fig. 22); văzute de față, lasă impresia că sunt formate din celule foarte numeroase, cu pereți subțiri, în vreme ce baza lor are puține celule cu pereți îngroșați.

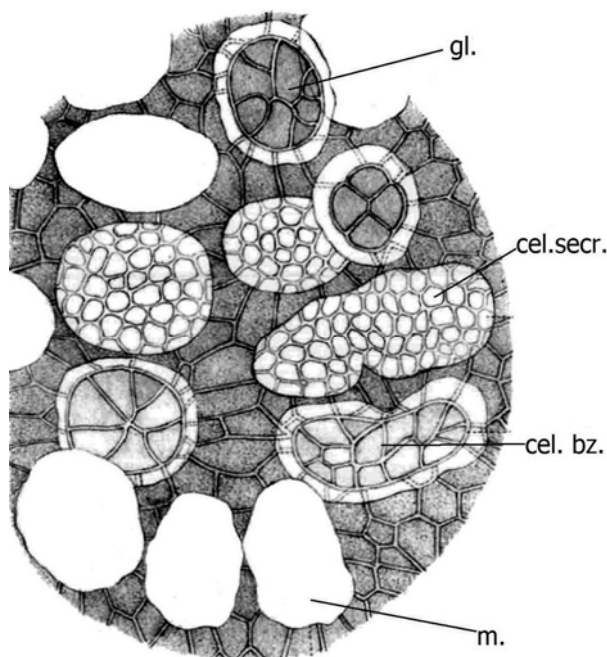


Fig. 22. Grupuri de glande mucilagigene din teaca frunzei de *Statice macrorrhados*: cel. bz. – celulă bazală; cel. secr. – celulă secretoare; gl. – glandă, văzută în ansamblu; m. – mucilagiu (după Wilson, 1890).

Glanda mucilagigenă de la *Statice rosea*, în secțiune transversală apare ca fiind formată din celule secretoare prismatice, columnare sau conice. Ele sunt în continuarea celor bazale și pot fi sau nu separate de septumuri transversale (fig. 23). Conținutul acestor celule este fin granulat; nucleii pot fi vizibili în special în celulele glandelor tinere. După colorare, vacuola devine vizibilă probabil datorită acumulării mucilagiului, în special la periferia glandei. Cât privește mecanismul de eliminare a secreției, Wilson era de părere că ar fi vorba de un simplu proces de exudație și nu de o acumulare graduală, urmată de ruperea ulterioară a peretelui celular. Mucilagiul are o mare capacitate higroscopică, fiind suficient de fluid, încât să fie confundat cu apa.

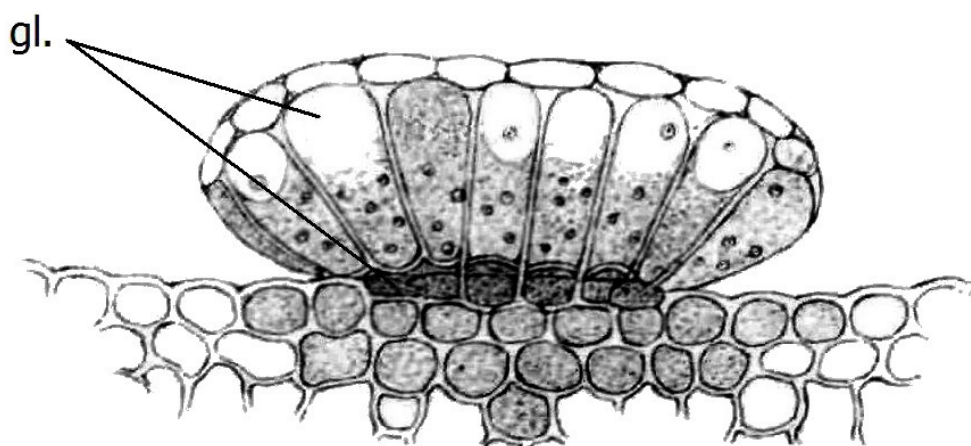


Fig. 23. Glandă mucilagigenă (gl.) din frunza de la *Statice rosea* (după Wilson, 1890).

La unele specii, cum ar fi *Statice sareptana* (fig. 24), *S. caspia* și exemplare tinere ale speciei *S. thouini*, au fost evidențiate puține glande mucilagigene, localizate în partea terminală a unor emergențe epidermice conice.

Speciile la care Wilson a evidențiat glande mucilagigene foarte numeroase și mari sunt: *Statice rosea*, *S. fruticans*, *S. macrorrhados*, *S. macrophylla*, *S. tatarica*, *S. gummifera*, *S. jovi-barba*; la: *S. axillaris*, *S. pectinata* și *S. cylindrifolia*, aceste glande sunt mari, dar puțin numeroase.

Glandele mucilagigene au fost evidențiate și la specii ale genului **Armeria**, la care ele sunt localizate în teaca frunzelor tuturor taxonilor investigați histologic. Aceste structuri sunt asemănătoare cu cele de la *Statice*, cu deosebirea că celulele bazale sunt puține la număr.

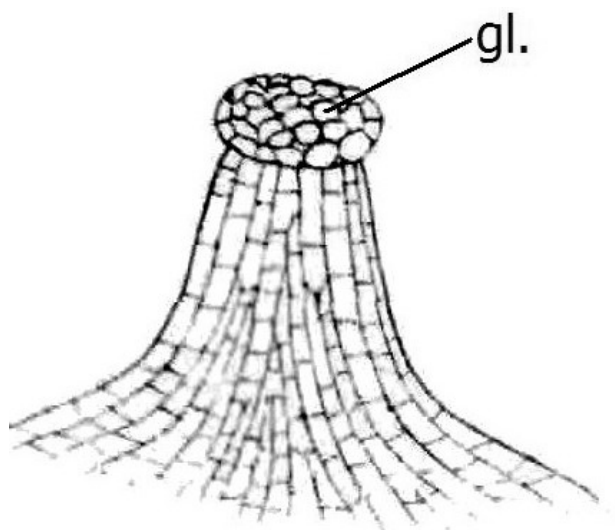


Fig. 24. Glandă mucilagigenă (gl.), din teaca frunzei de *Statice sareptana* (după Wilson, 1890).

La *Armeria chilensis*, marea majoritate a glandelor mucilagigene sunt formate doar din patru celule bazale (fig. 25).

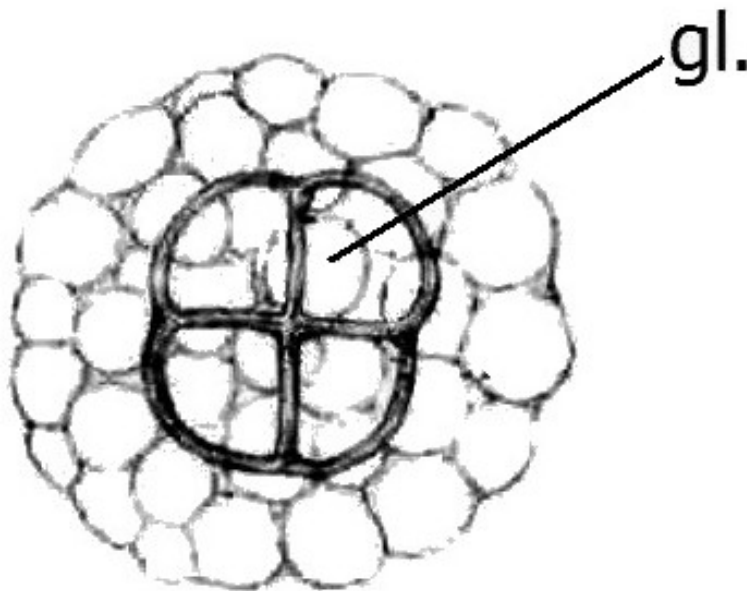


Fig. 25. Glandă mucilagigenă (gl.) din teaca frunzei de *Armeria chilensis* (după Wilson, 1890).

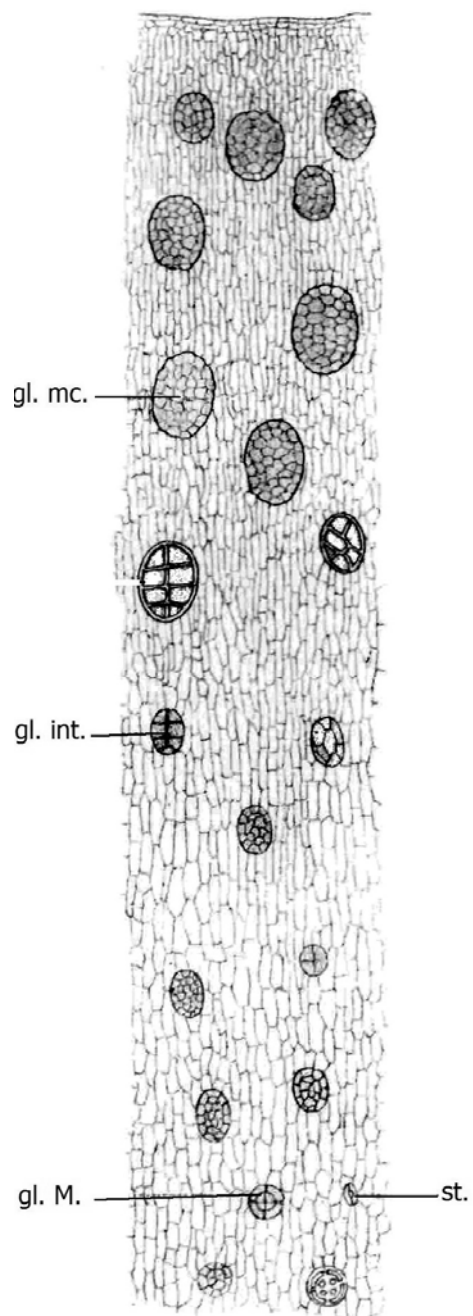


Fig. 26. Epiderma tecii bractei la *Armeria vulgaris*: glande Mettenius (gl. M.), glande intermediare (gl. int.), glande mucilagigene (gl. mc), celule stomatice (st.) (după Wilson, 1890).

La *Armeria vulgaris*, glandele mucilagigene (fig. 26) pot fi localizate la nivelul frunzei, fiind aglomerate și limitate la baza acestui organ, neexistând practic nici o diferență între tipurile de glande ca structură, decât poate cu excepția faptului că baza glandelor mucilagigene poate fi formată din mai mult de patru celule. Glandele Mettenius sunt numeroase pe epiderma tecii.

Glandele mucilagigene de la *Limoniastrum guyonianum* sunt prezente în număr mare la nivelul frunzei. Caracteristica lor este faptul că celulele bazale sunt mai mari decât de obicei; în rest, structura glandei nu diferă esențial de cea descrisă pentru specia de mai sus.

La *Aegialitis annulata* (fig. 27), glandele mucilagigene cele mai mari se găsesc în tecile frunzelor (fig. 28), în vreme ce cele localizate în limb (fig. 29), bractei și sepale, deși sunt mai mici, au o structură asemănătoare. Celulele secretoare sunt foarte numeroase, terminându-se în niște depresiuni ovale sau circulare, mărginite de celule dispuse regulat; părțile celulelor epidermice care formează cadrul depresiunii corespund pereților celulelor bazale.

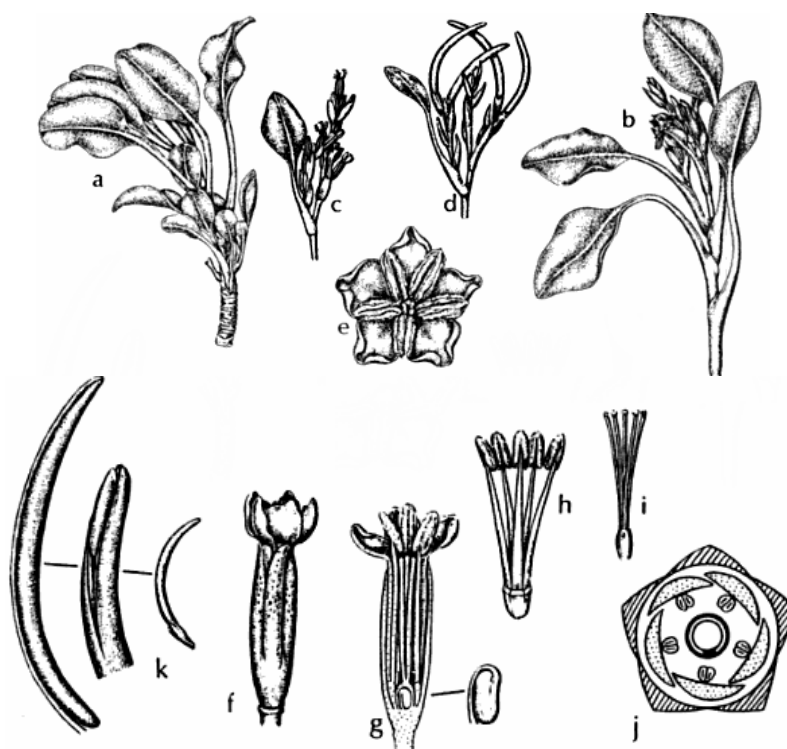


Fig. 27. *Aegialitis annulata*: a – porțiune bazală a tulpinii; b – tulpină floriferă cu internoduri extinse; c – inflorescență; d – ramură fructiferă; e – floare, văzută de sus; f – floare văzută din profil; g – floare văzută în secțiune longitudinală; h – stamine; i – pistil; j – diagramă florală) (după Tomlinson, 1995).

Un alt taxon la care au fost evidențiate glande mucilagigene este *Vogelia indica* var. *socotrana*, la care puținele structuri secretoare sunt localizate în teaca frunzelor tinere.

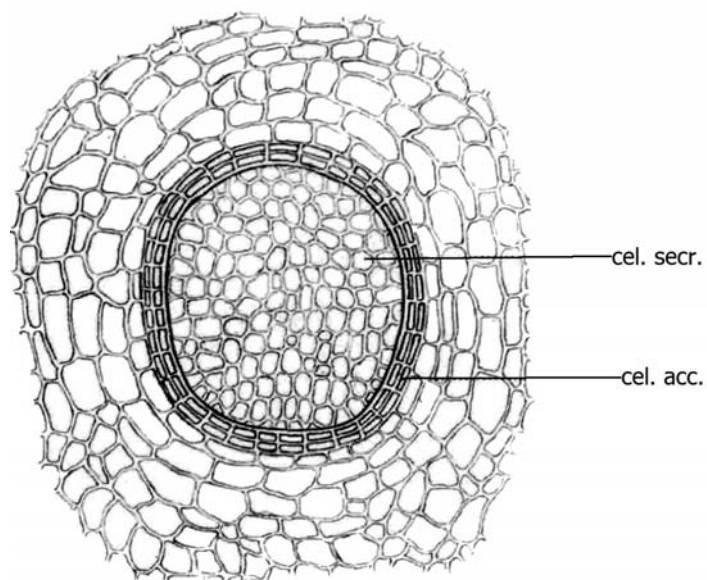


Fig. 28. Glandă mucilagigenă din teaca frunzei de *Aegialitis annulata*: cel. secr. – celule secretoare; cel. acc. – celule accesorii (după Wilson, 1890).

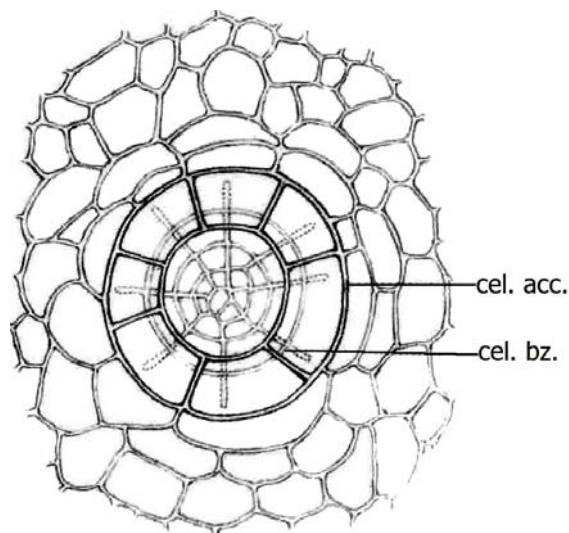


Fig. 29. Glandă mucilagigenă din limbul frunzei de *Aegialitis annulata*: cel. acc. – celule accesorii; cel. bz. – celule bazale (după Wilson, 1890).

Glandele de la *Vogelia* sunt foarte asemănătoare cu cele de la *Aegialitis*, fiind afundate și având aceeași limită bine definită (fig. 30).

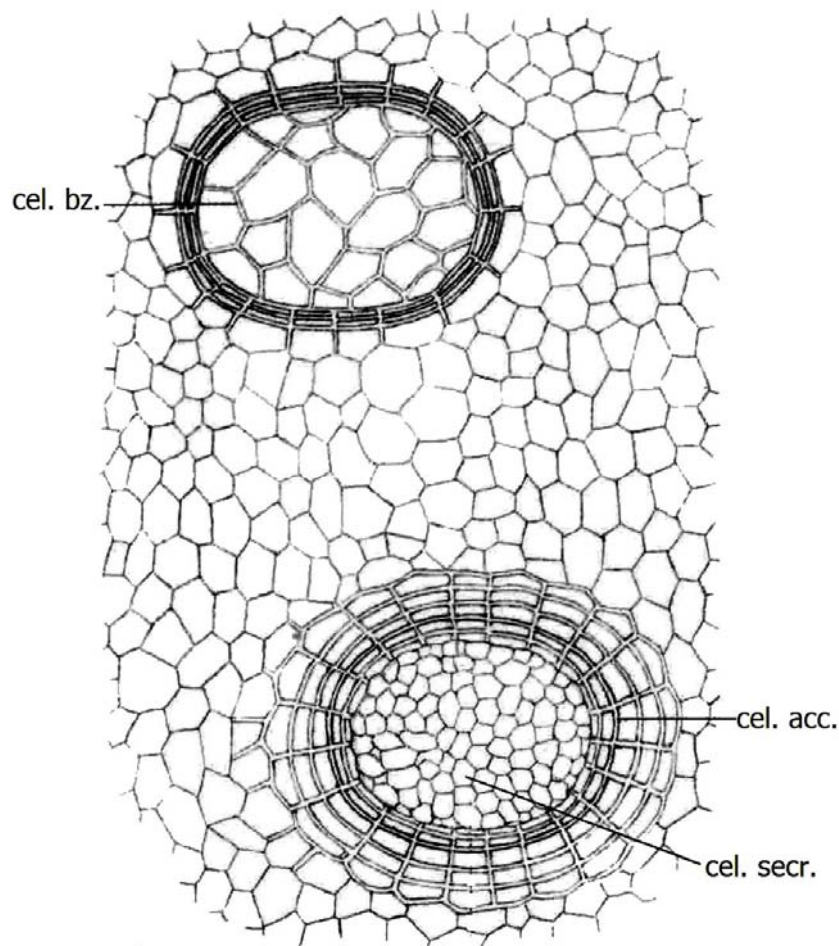


Fig. 30. Glandă mucilagigenă din teaca frunzei de la *Vogelia indica* var. *socotrana*: cel. acc. – celule accesorii; cel. bz. – celule bazale; cel. secr. – celule secretoare (după Wilson, 1890).

Asemenea glande mucilagigene nu au fost însă puse în evidență la alte specii ale genului: *V. indica*, *V. africana*, *V. pendula*, la nivelul tecilor frunzelor.

Balfour (1888, cit. de Wilson, 1890) a evidențiat la *V. pendula* glande mucilagigene la fața internă a sepalelor (fig. 31); ele sunt răspândite pe suprafața mediană a sepalelor, fiind fie sesile, fie înălțate de un pedicel scurt. Baza glandei este de regulă formată din patru celule (fig. 32), adesea putând fi însă bicelulară. Celulele secretoare sunt numeroase cu pereții foarte subțiri.

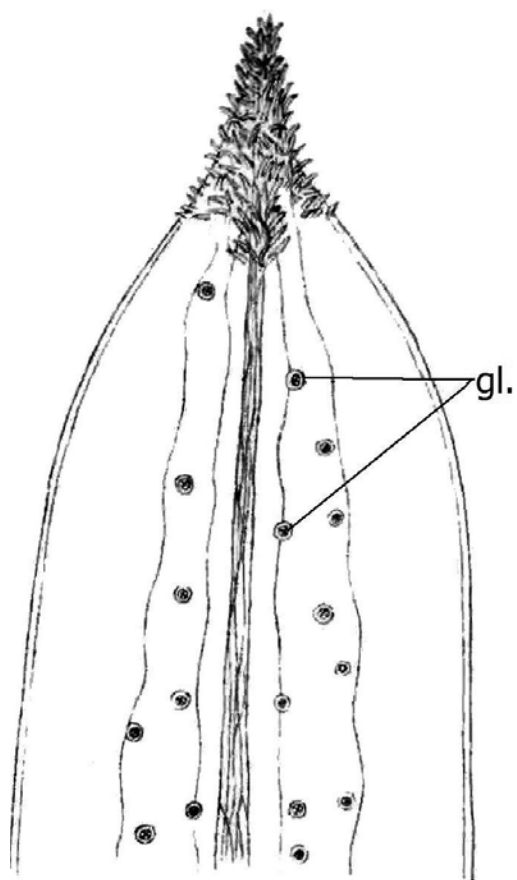


Fig. 31. Glande mucilagigene (gl.) în sepalele florii de *Vogelia pendula*, în secțiune longitudinală (după Wilson, 1890).

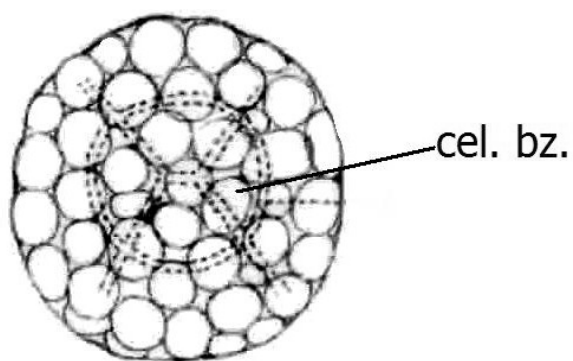


Fig. 32. Glande mucilagigene în sepalele florii de *Vogelia pendula*, văzută de față (după Wilson, 1890).

La *Ceratostigma abyssinica* au fost evidențiate glande mucilagigene mici, dar foarte numeroase și localizate în tecile frunzelor.

O altă specie din familia *Plumbaginaceae* care prezintă glande mucilagigene localizate pe teaca limbului este *Acantholimon cabulicum* (fig. 33). La *A. venustum* au fost identificate puține glande pluricelulare; după dimensiunile lor, însă, se pare că nu pot fi numite glande mucilagigene propriu-zise, situație valabilă și pentru *A. tenuifolium*, *A. pinardi*, *A. calverti*. Autorul numește aceste glande „intermediare”; acest gen pare, deci, să fie caracterizat mai curând de larga absență a glandelor mucilagigene propriu-zise.

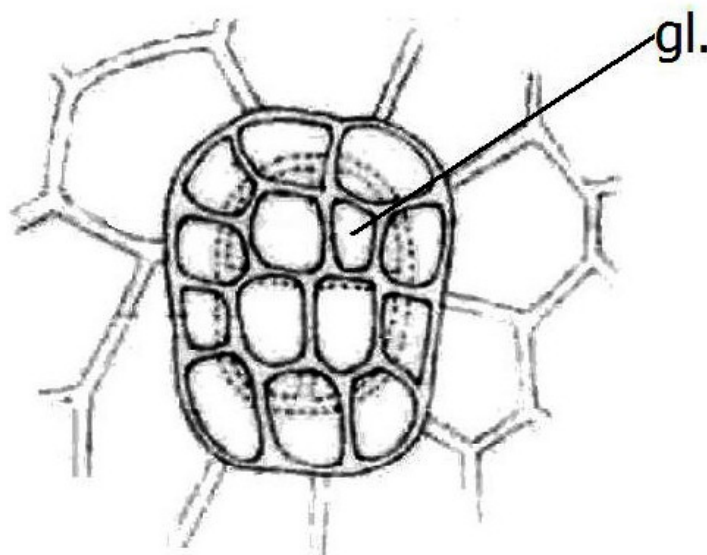


Fig. 33. Glandă mucilagigenă propriu-zisă la *Acantholimon cabulicum* (după Wilson, 1890).

Un alt gen la care au fost puse în evidență glande mucilagigene este *Plumbago*. La *P. rosea*, puținele glande mucilagigene sunt localizate în teaca frunzei. Glande de mărime asemănătoare au fost identificate și la *P. capensis* și *P. zeylanica*; la ultima dintre speciile amintite, glandele sunt concentrate cu precădere în tecile frunzelor tinere (fig. 34). Glandele „intermediare” de la *P. europaea* sunt formate din celule aceesorii și celule secretoare (fig. 35). O situație mai interesantă este citată pentru *P. micrantha*, la care glandele sunt localizate pe marginile limbului (fig. 36), putând să fie atât sesile, cât și înălțate de niște emergențe epidermice conice (fig. 37).

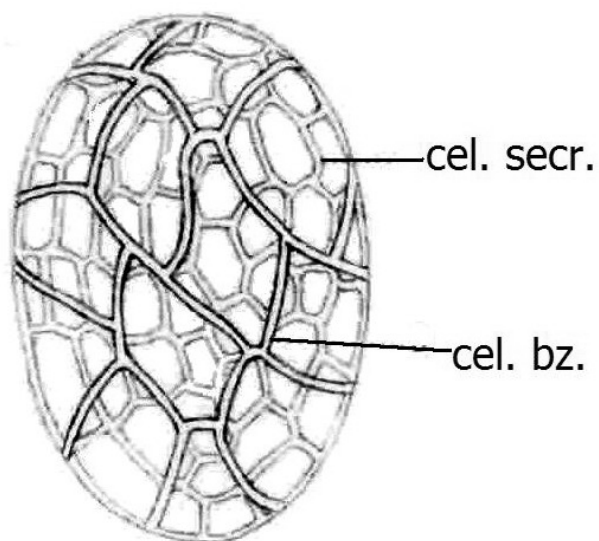


Fig. 34. Glandă mucilagigenă (gl.) la *Plumbago zeylanica*: cel. bz. – celule bazale; cel. secr. – celule secretoare (după Wilson, 1890).

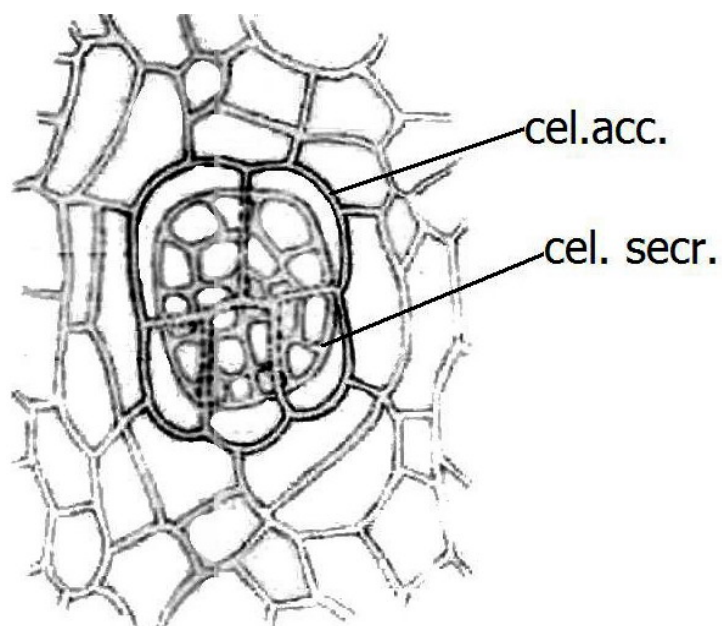


Fig. 35. Glandă „intermediară” din teaca frunzei de la *Plumbago europaea*: cel. acc. – celule accesorii; cel. secr. – celule secretoare (după Wilson, 1890).

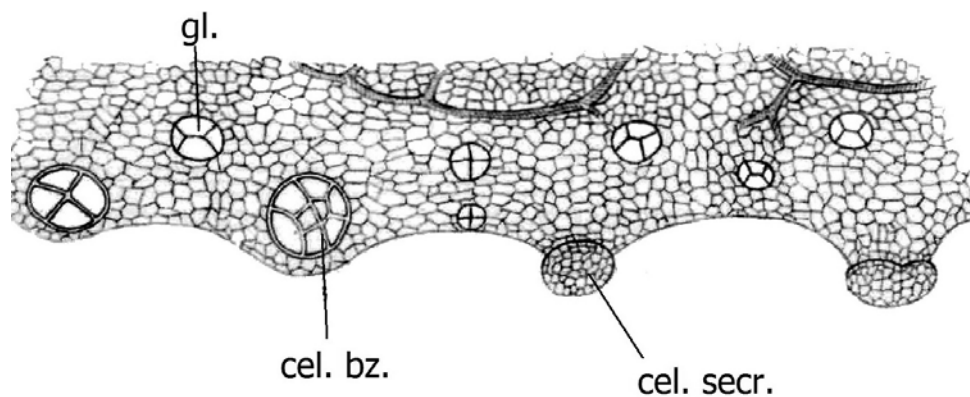


Fig. 36. Porțiuni de la marginea limbului foliar de *Plumbago micrantha*: cel. bz. – celule bazale; cel. secr. – celule secretoare; gl. – glandă (după Wilson, 1890).

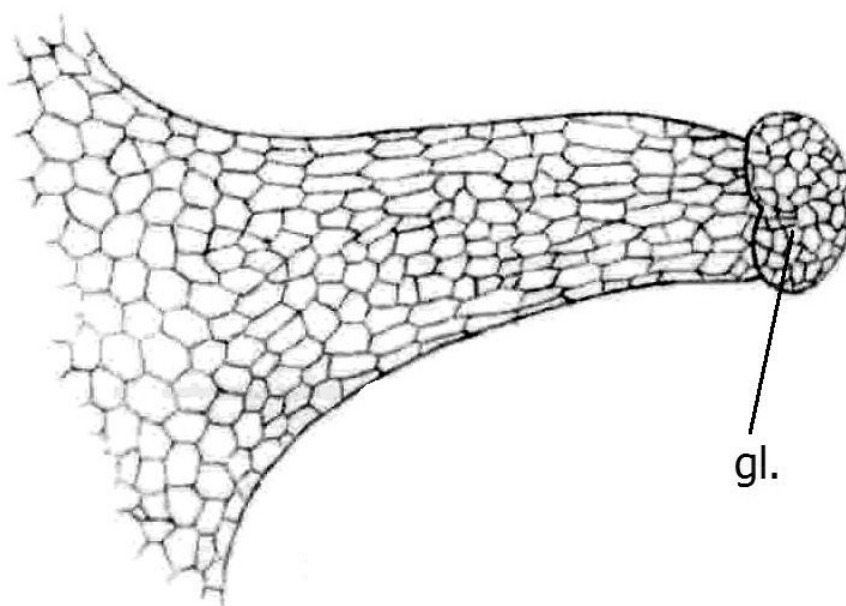


Fig. 37. Glandă „emergentă” (gl.) de pe marginea limbului foliar de *Plumbago micrantha* (după Wilson, 1890).

Glandele de la *Plumbago rosea* sunt sferice și formate din numeroase celule poligonale. Atunci când sunt complet dezvoltate, devin foarte opace și întreaga structură devine una foarte rezistentă, dură. Un „pedicel” pătrunde în capul glandei, complet format, ceea ce face ca forma bazei glandei să fie conică (fig. 38).

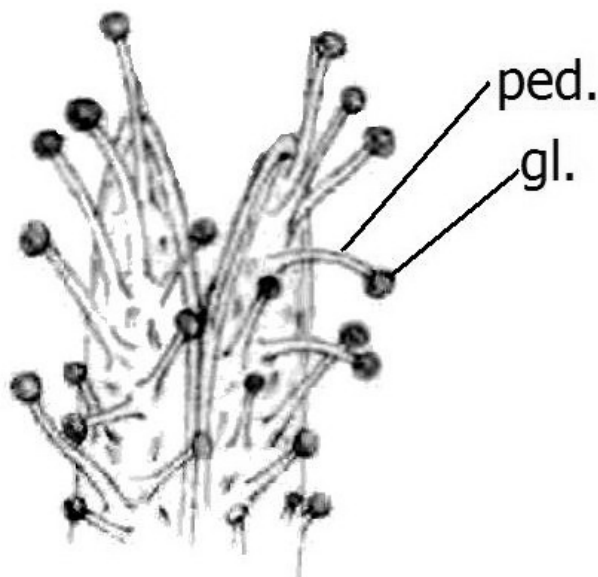


Fig. 38. Glande „pedicelate” de pe separele florii de *Plumbago rosea*: gl. – glandă; ped. – pedicel (după Wilson, 1890).

În schimb, la *Plumbago scandens*, glandele mucilagigene de pe fața internă a separelor sunt sesile (fig. 39). Astfel de glande sesile apar și la *P. zeylanica*, *P. rosea*. La *P. scandens*, celulele bazale sunt adâncite la nivelul epidermei, putând susține celulele secretoare cu pereți subțiri.

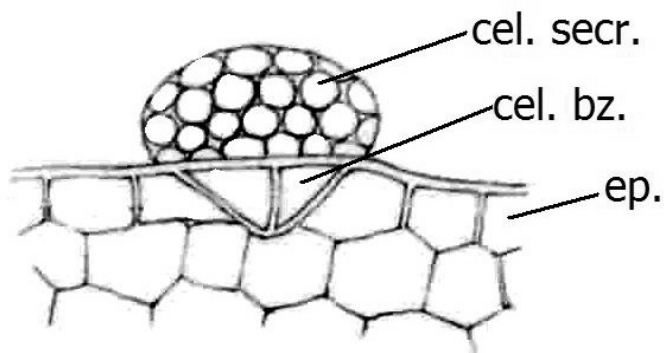


Fig. 39. Glandă sesilă de pe separele florii de *Plumbago scandens*: cel. bz. – celule bazale; cel. secr. – celule secretoare; ep. – epidermă (după Wilson, 1890).

Un alt aspect foarte interesant al studiului realizat de Wilson (1890) este faptul că a evidențiat structuri secretoare și la plantule.

De exemplu, la *Armeria vulgaris*, glandele mucilagigene sunt prezente la nivelul cotiledoanelor (fig. 40). Celulele bazale ale acestor glande au de regulă formă aproximativ pătratică, iar suprafața secretoare devine curând relativ mare (fig. 41). Pe cotiledoane, se găsesc și glande Mettenius.

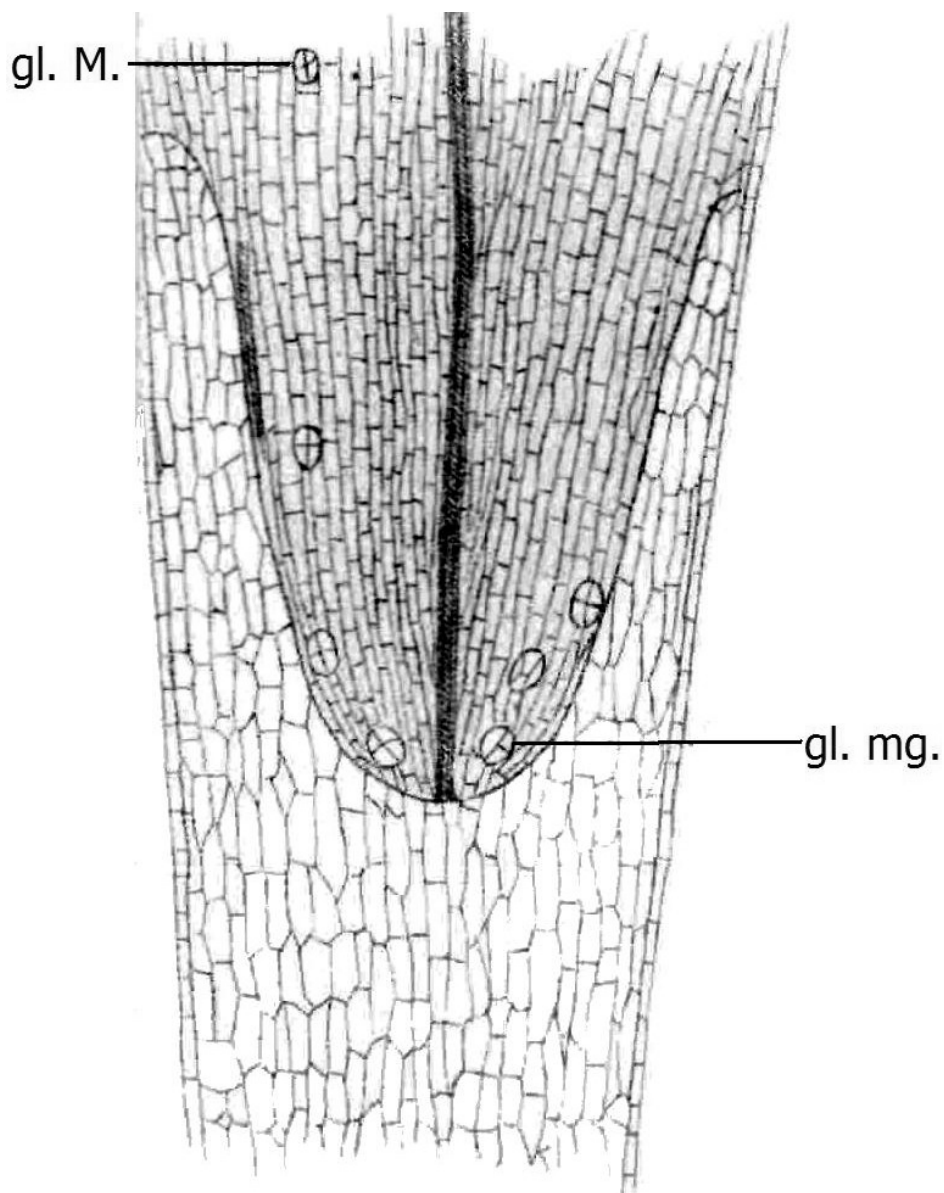


Fig. 40. Glande mucilagigene (gl. mg.) și glande Mettenius (gl. M.) pe cotiledoanele plantulei de *Armeria vulgaris* (după Wilson, 1890).

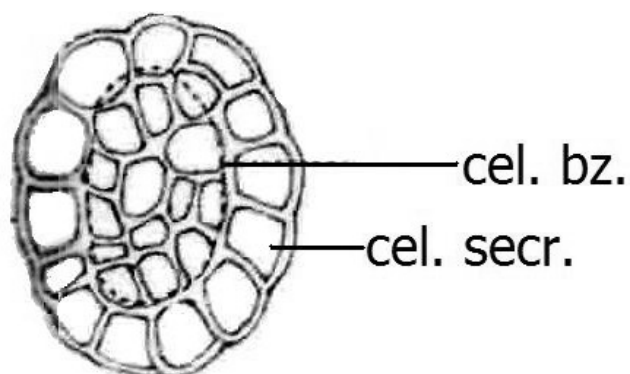


Fig. 41. Glandă mucilagigenă pe cotiledoanele plantulei de *Armeria vulgaris*:
cel. bz. – celule bazale; cel. secr. – celule secretoare (după Wilson, 1890).

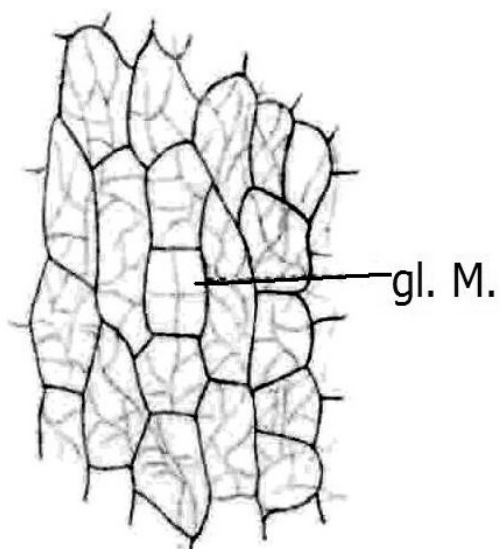


Fig. 42. Glandă Mettenius (gl. M.) la plantula de *Armeria latifolia* (după Wilson, 1890).

La plantula de *Armeria latifolia*, au fost puse în evidență glande Mettenius (fig. 42); acestea se deosebesc de celulele epidermice înconjurătoare mai ales prin aspectul mai întunecat și prin diviziunile transversale care au loc la acest nivel (fig. 43).

În stadiul de plantulă și *Statice tatarica* prezintă glande mucilagigene (fig. 44).

Din studiul realizat de Wilson (care, după cum spuneam, ni se pare cel mai extins din ceea ce am putut noi consulta în literatura de specialitate), rezultă câteva aspecte: glandele Mettenius nu diferă esențial, ca structură, de cele mucilagigene,

deosebirea făcându-se mai degrabă după secreția produsă; în plus, se pare că ambele tipuri de glande au aceeași origine; rolul secreției de carbonat de calciu ar putea să fie legat de protecția plantei împotriva unei transpirații excesive, ceea ce este necesar pentru aceste specii de halofite, care vegetează în habitate aride și saline.

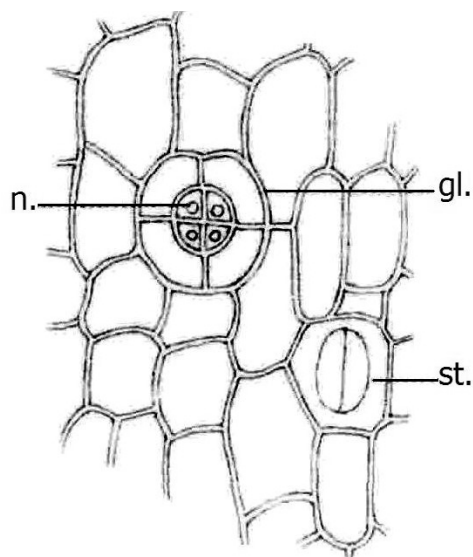


Fig. 43. Glandă Mettenius (gl.) la plantula de *Armeria latifolia* (aflată într-un stadiu mai avansat): n. – nucleu; st. – stomată (după Wilson, 1890).

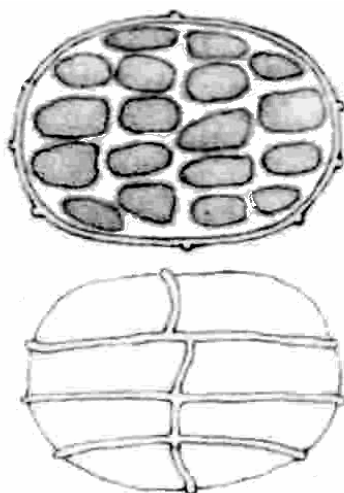


Fig. 44. Glande mucilagigene la plantula de *Statice tatarica* (după Wilson, 1890).

Solereder (1899) a împărțit glandele plumbaginaceelor în două categorii:

1. glande calcifere („organele” Licopoli), situate pe limbul foliar și pe ramificațiile tulpinii; ele elimină carbonat acid de calciu;
2. glande mucilagigene, situate pe limbul foliar.

Glandele calcifere sunt formate din 8 sau 4 celule alungite; conținutul lor este format dintr-o citoplasmă densă, fin granulată. Complexul format din 8 celule este delimitat spre interior de o „căciuliță” dublă, alcătuită din câte 4 celule anexe, aranjate în așa fel încât în secțiune superficială ne apar semilunare (fig. 45). Celulele acestei „căciulițe” au pereții suberificați și ating uneori nivelul celulelor glandulare, putând fi observate sub formă de cercuri cu 4 celule. Aceste glande ar avea rol în excreția apei; o dată cu apa, însă, ele excretă și săruri de calcar, eliminat sub formă de CaCO_3 . Cantitatea excretată variază în funcție de specie și de compoziția solului. Rolul fiziologic al acestor glande se referă, deci, la apărarea împotriva transpirației excesive.

În 1908, Solereder considera glandele plumbaginaceelor o structură anatomică comună, care manifestă același plan de organizare. Porțiunea principală (secretoare) a glandei, fie că apare ca o componentă a epidermei, fie sub forma unor peri, constă din celule alungite, perpendicular pe suprafața organului pe care se formează.

După cum spuneam mai sus, Solereder (1908) a deosebit la *Plumbaginaceae* două tipuri de glande:

1. glande calcifere („organe” Licopoli sau glande Mettenius); structura lor nu este asemănătoare cu a unui păr, ci constă din grupuri de celule epidermice puține la număr, care în majoritatea cazurilor excretă carbonat de calciu;
2. glande mucilagigene, localizate la nivelul epidermei tecilor foliare; ele sunt formate dintr-un număr mai mare de celule decât glandele de cretă și excretă o substanță mucilaginoasă; în puține cazuri, ele sunt compuse doar din grupuri de celule epidermice de formă palisadică, amintind astfel de forma glandelor calcifere; de regulă însă, sunt peri propriu-ziși.

Glandele calcifere sunt formate de regulă din opt celule alungite; acest grup octocelular glandular este separat de țesutul intern de o „căciuliță” dublă, fiecare strat fiind format din 4 celule anexe (accesorii), aranjate în așa fel încât lasă impresia unor „appendici” ai celulelor glandulare atunci când sunt examinate pe secțiuni superficiale. Celulele „căciuliței” superioare (care circumscrie direct grupul de celule glandulare) au pereții suberificați și ajung uneori la nivelul celulelor glandulare, astfel încât apar în secțiune superficială ca un inel tetracelular, înconjurând grupul circular de celule glandulare.

Conform opiniei lui Solereder (1908), funcția acestor glande calcifere este de a elimina apa; aceasta nu este condusă la nivelul glandei de traheide, ci de celulele obișnuite cele mai apropiate, din cadrul țesutului. Ca urmare, aceste celule sunt dispuse uneori circular în jurul glandei. De fapt, secreția sărurilor are loc

concomitent cu excreția apei de către glandă. Eliminarea acestor substanțe în apa de excreție se face, probabil, sub forma bicarbonatului de calciu, care se depozitează la suprafața glandei sub formă de carbonat neutru datorită acțiunii agenților atmosferici. În majoritatea cazurilor, cantitatea de carbonat este corelată cu natura solului, variind deci considerabil la unele specii, în vreme ce în altele nu a fost evidențiată o asemenea corelație.

Semnificația fiziologică a acestor secreții și depuneri calcaroase ar fi de protecție împotriva transpirației excesive și, implicit în reglarea și diminuarea pierderii de apă la nivelul glandelor. În plus, la speciile din habitate foarte uscate, aceste mijloace sunt însoțite și de anumite aranjamente suplimentare. De exemplu, la aproape toate speciile de *Acantholimon*, *Limoniastrum* și câteva specii de *Statice* (cum ar fi *S. speciosa*), glandele mucilagigene sunt localizate sub nivelul epidermei, la fel ca și stomatele. Același efect se obține și atunci când celulele epidermice din vecinătatea glandelor sunt mai mult sau mai puțin ridicate peste nivelul organului, rezultând astfel o structură proeminentă (emergență); în acest fel, glanda se termină într-o depresiune la extremitatea acestor emergențe, cum ar fi la *Statice spathulata*, *S. scabra*. Se pare că supraînălțarea celulelor învecinate, precum și afundarea glandelor ar facilita reținerea carbonatului la acest nivel. Pe de altă parte, emergența celulelor epidermice care însoțesc glandele, având forma unor peri simpli, cum ar fi la *S. elata*, *S. latifolia*, *S. sareptana*, ar avea același rol.

Glandele mucilagigene sunt de două tipuri, putând să fie conformate ca peri, sau având o structură obișnuită. Ultima situație se întâlnește la speciile de *Aegialitis*, ale căror glande seamănă, ca structură, cu cele calcifere. Glanda mucilagigenă este formată din:

- a. un grup de celule epidermice cu pereții subțiri, având formă alungită, părțile lor inferioare pătrunzând adânc în țesuturile tecii foliare;
- b. un strat dublu de celule anexe (accesorii), dintre care cele în contact cu celulele palisadice au pereții suberificați; văzută în secțiune superficială, glanda are un contur circular.

La celelalte genuri, glandele mucilagigene au structură asemănătoare perilor. În acest caz glanda apare ca o proeminență scurtă, lățită în partea superioară și având un contur circular. Părțile superioare sunt formate din numeroase celule alungite, cu pereții subțiri, separate uneori, mai mult sau mai puțin regulat, de pereți transversali; părțile inferioare, adesea sub forma unui pedicel foarte scurt, sunt formate dintr-un strat de celule joase, poligonale în secțiune superficială și suberificate.

La *Plumbago capensis* se întâlnesc peri glandulari lung-pedicelați, aspri, mai ales pe caliciu; structura părții terminale („capului”) amintește atât de glandele calcifere, cât și de cele mucilagigene. Partea cea mai internă a capului este formată dintr-o masă parenchimatică, înconjurată de un strat de celule suberificate având contur poligonal în secțiune superficială, în vreme ce la exterior există un strat de

celule epidermice alungite. „Pedicelul” perilor glandulari este pluricelular-multiseriat și conține un „mănunchi” fibro-vascular.

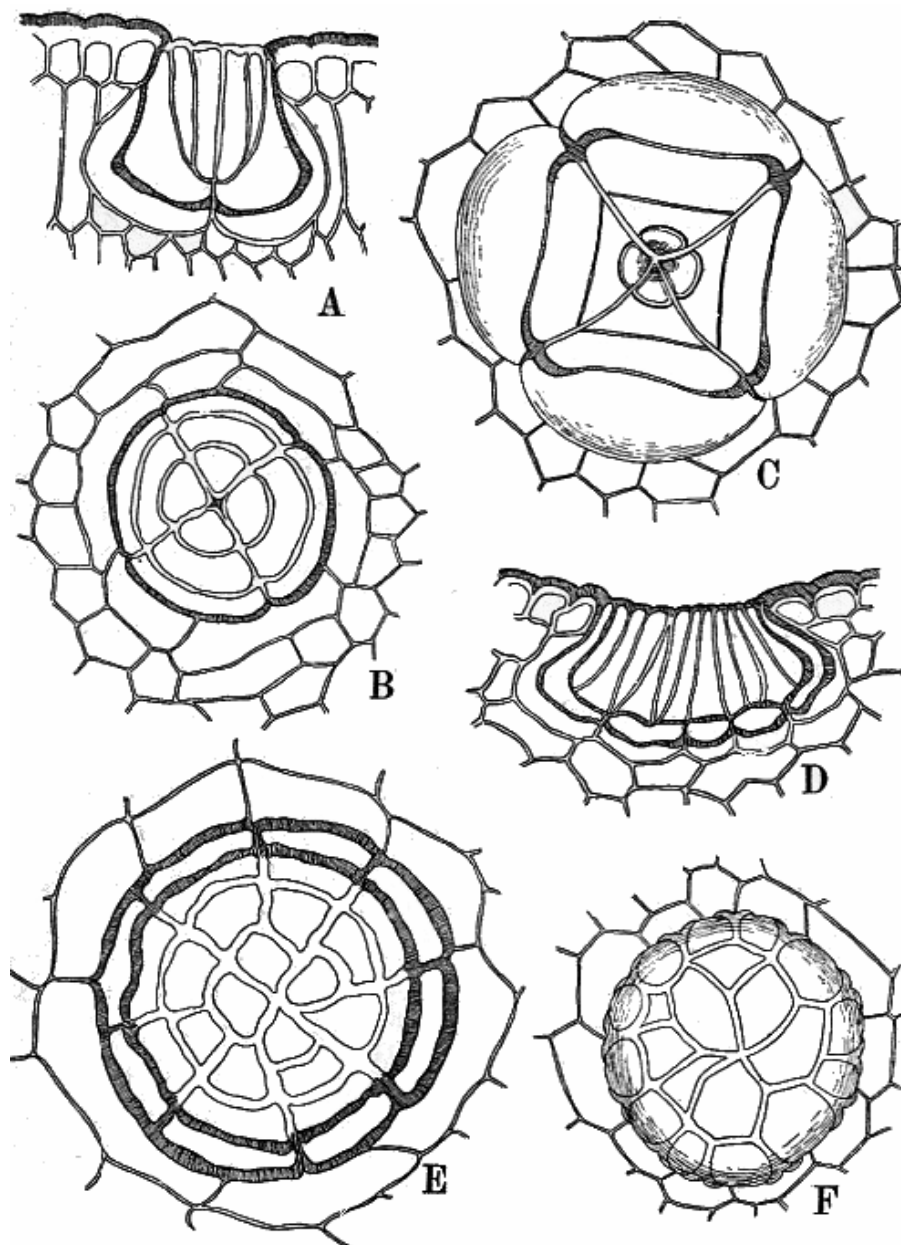


Fig. 45. Structura glandelor la *Aegialitis annulata*: A, D: în secțiune transversală; B, C, E, F: în secțiune superficială (după Solereder, 1899; 1908).

Chermezon (1910), în consistentul său studiu asupra anatomiei plantelor de litoral, a inclus și observații microscopice referitoare la familia *Plumbaginaceae*. El consideră glandele întâlnite la unele specii ca un element definitoriu pentru această familie și le privește ca „glande epidermice” speciale („organele Licopoli”), foarte abundente mai ales la speciile deșertice, la care ar juca rol în reglarea transpirației. Autorul acceptă un plan de structură al acestora bazat pe opt celule.

La *Limoniastrum guyonianum*, „organele” Licopoli sunt foarte dezvoltate, în așa fel încât frunzele sunt acoperite de un număr mare de depozite calcaroase albicioase.

La nivelul frunzelor, „organele” Licopoli (fig. 46) sunt profund adâncite sub nivelul epidermei, la fel ca și stomatele; aceste „organe” de secreție se găsesc însă și la nivelul tulpinii.

La *Statice bellidifolia*, „organele” Licopoli sunt localizate la nivelul frunzei, cotiledoanelor și tulpinii (fig. 47).

Glandele Licopoli au fost evidențiate și la frunzele de *Statice dodartii* (fig. 48), fiind localizate chiar la nivelul epidermei.

Uneori depozitele calcaroase sunt atât de abundente încât întreaga plantă pare acoperită de aceste granulații higroscopice, cum ar fi la specia *Statice diffusa*. La alți taxoni, cum ar fi *Armeria ruscinnensis* și *A. maritima* (fig. 49) „organele” Licopoli sunt mai puțin numeroase.

Paulsen (1912), cu ocazia unei ample și complexe expediții daneze botanice în regiunea Pamir (martie 1898 – noiembrie 1899), efectuată în scopul studierii vegetației din regiunile întinse dincolo de Marea Caspică, a evidențiat glande salifere la *Statice otolepis* (fig. 50).

Haberlandt (1914) tratează glandele plumbaginaceelor în cadrul hidatodelor, abordare pe care am comentat-o la începutul acestui capitol; de fapt, el le consideră „glande acvifere” multicelulare. Aceste glande sunt formate, de regulă, din patru celule centrale și patru periferice. Toate aceste celule au o protoplasmă abundentă și pereți neîngroșați, până și cei externi fiind subțiri. Numai acele porțiuni care separă glanda de țesuturile învecinate sunt, într-o oarecare măsură, cu pereți îngroșați, fiind și insolubile în acid sulfuric. Fiecare glandă provine din diviziuni repetate ale unei singure celule-mamă protodermice. În general, glanda este „încapsulată” de patru celule epidermice accesorii (anexe), care au în secțiune formă semilunară (fig. 51).

După cum spuneam deja, nu a existat o concordanță deplină în ceea ce privește structura acestor glande, mai ales când ne referim la numărul celulelor care intră în componența glandei.

Conform altor păreri (Ruhland, 1915), glanda de la *Limonium* ar fi formată dintr-un complex de 16 celule (fig. 52, 53, 54), patru celule din ele sunt secretoare, aranjate în cerc, fiecare ocupând un sfert din acest cerc. Fiecare celulă este însoțită la exterior de o celulă adiacentă mică. Atât celulele secretoare, cât și cele adiacente sunt înconjurte de două straturi de celule în formă de cupă, fiecare fiind alcătuit

din 4 celule mari, aranjate la fel ca și celulele secretoare (Ziegler și Lüttge, 1966). Partea superioară a glandei și celulele epidermice înconjurătoare sunt acoperite de o cuticulă groasă. Peretele extern al stratului cel mai extern de celule cupuliforme este de asemenea intens cutinizat, izolând astfel, parțial, glanda. Procesul de cutinizare nu este limitat doar la acești pereți, ci se extinde, dar într-o măsură mai mică, și la pereții adiacenți, cu care se află în contact. În acest fel rezultă o structură rigidă sub nivelul epidermei, în care este înglobată glanda.

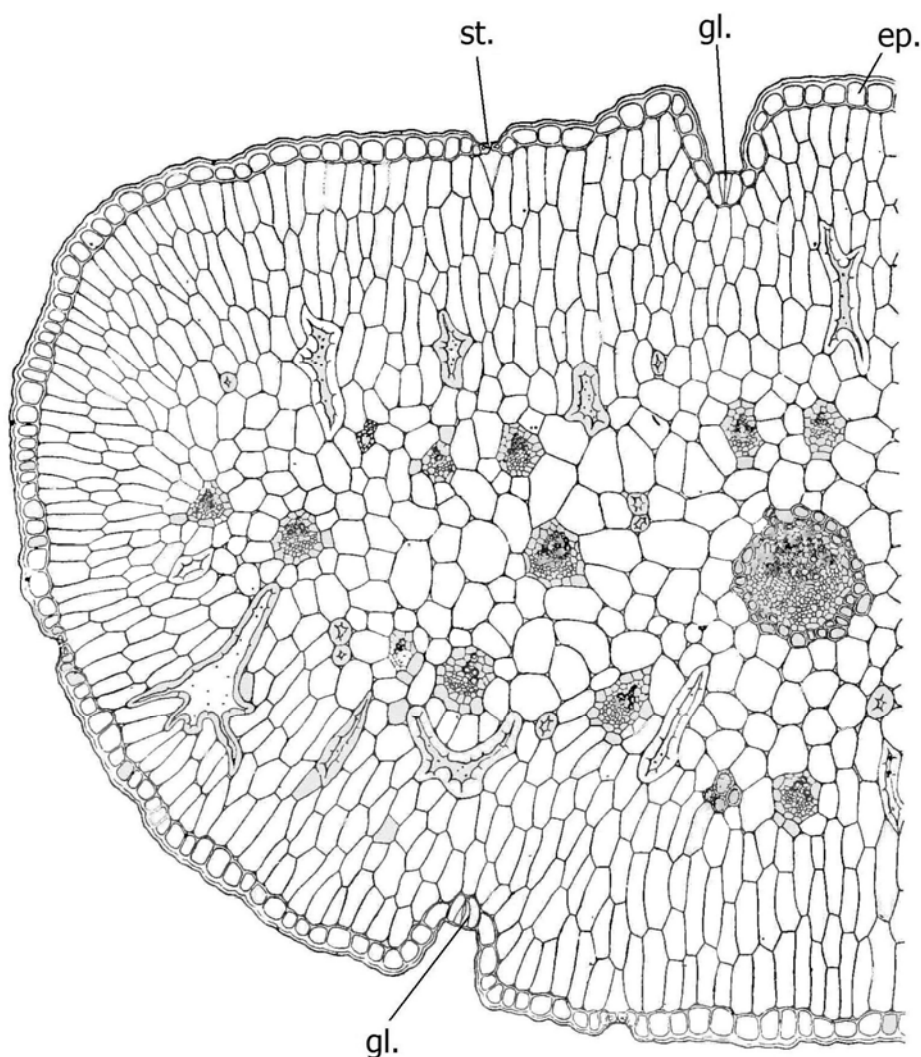


Fig. 46. Organe Licopoli (gl.) în frunza de *Limoniastrum guyonianum*:
ep. – epidermă; st. – celule stomatice (după Chermezon, 1910).

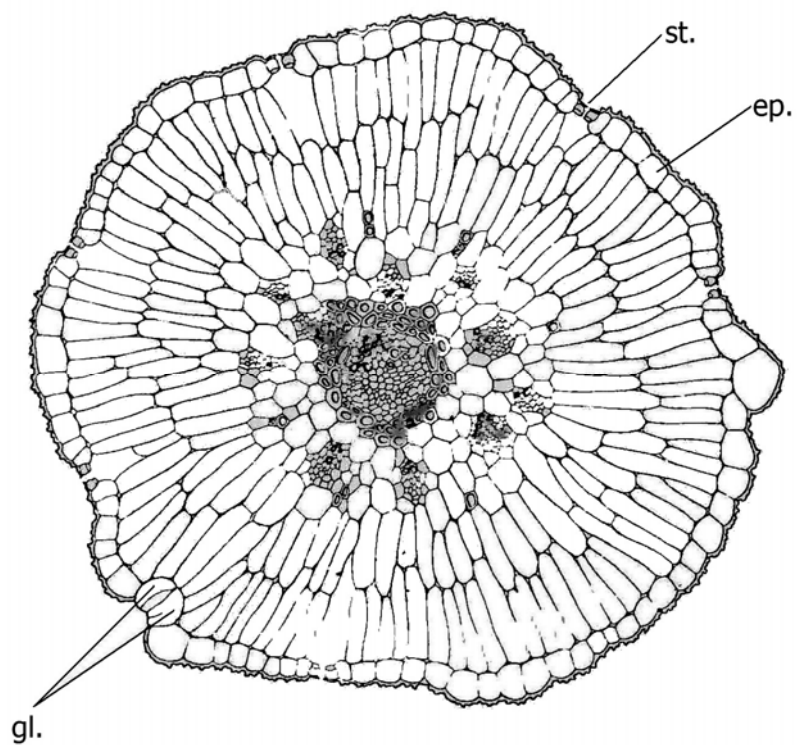


Fig. 47. Organe Licopoli (gl.) localizate în tulpina de la *Statice bellidifolia*:
ep. – epidermă; st. – celulă stomatică (după Chermezon, 1910).

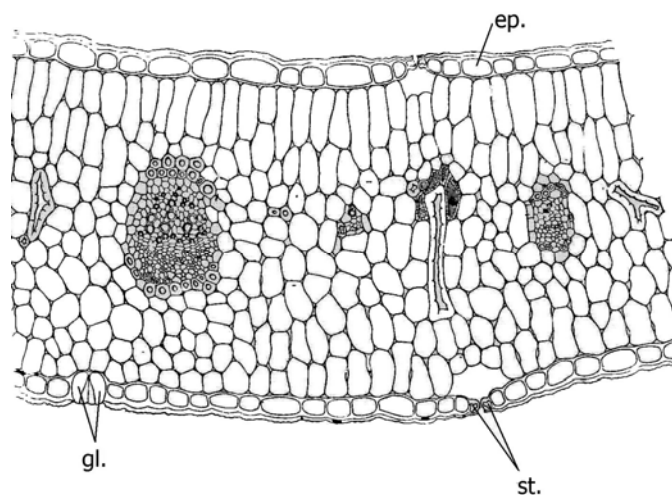


Fig. 48. Organe Licopoli (gl.) la nivelul frunzei de la *Statice dodartii*:
ep. – epidermă; st. – celulă stomatică (după Chermezon, 1910).

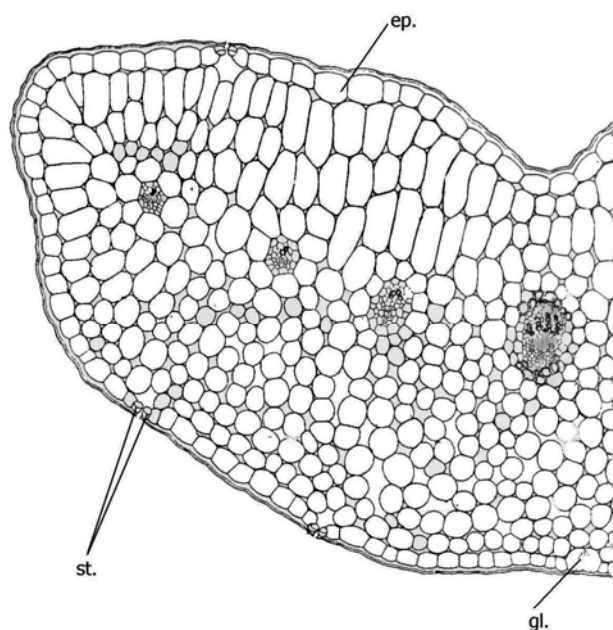


Fig. 49. Glande Licopoli (gl.) din frunza de *Armeria maritima*: ep. – epidermă; st. – celulă stomatică (după Chermezon, 1910).

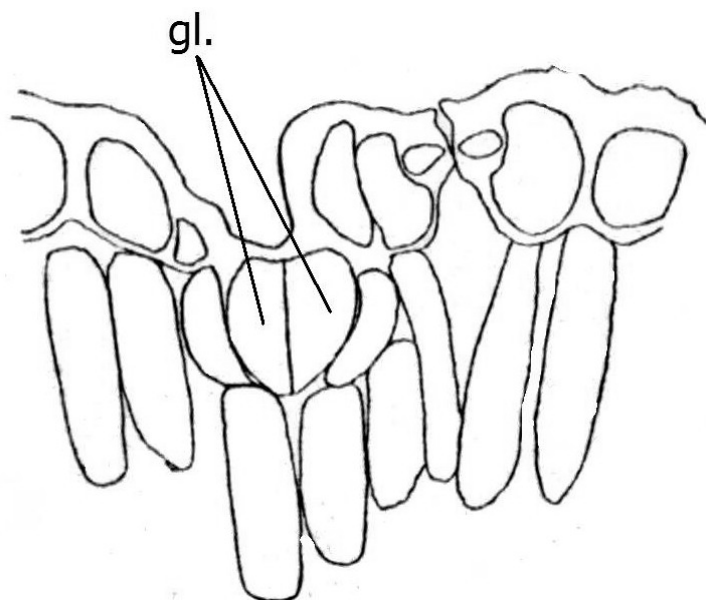


Fig. 50. Glande salifere (gl.) în limbul foliar de *Statice otolepis* (după Paulsen, 1912).

Pereții celulelor glandulare sunt prezăzuți cu pori în câteva locuri; de regulă, există un singur por (de aproximativ 1 mμ în diametru) în cuticula care acoperă vârful fiecărei celule secretoare (fig. 55). Lichidul secretat de glandă trece prin acești pori mici.

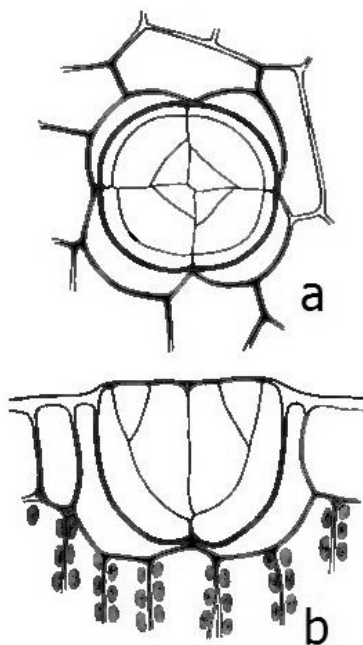


Fig. 51. „Hidatode” de pe fața adaxială a frunzei de *Plumbago lapathifolia*:
a – secțiune superficială; b – secțiune transversală (după Haberlandt, 1914).

Cu toate acestea, prezența acestor pori nu înseamnă că citoplasma celulelor secretoare este în contact cu atmosfera; ea este încă protejată de peretele celular. S-a demonstrat că, de fapt, compoziția chimică a celulozei din peretele celular de lângă pori este diferită de restul masei celulozice (Helder, 1956).

Pori mari se găsesc și în pereții celulelor glandulare adiacente țesuturilor asimilatoare ale frunzelor. Prin acești pori se asigură contactul cu 4 celule extraglandulare mari, numite celule colectoare. Fiecare din aceste celule glandulare este de obicei în contact cu câteva celule obișnuite ale mezofilului. Probabil că funcția principală a acestor celule este transportul ionilor de la mezofil la glandă. Celulele glandulare diferă de celulele obișnuite ale mezofilului prin formă și dispoziție. Ele au o citoplasmă cu granulații dense, cu un nucleu mare și pereți subțiri. În locul unei vacuole centrale există un număr mare de vacuole mici, precum și diferite organite; situație valabilă mai ales pentru cele 4 celule

secretoare. Lângă pori se găsesc adesea nucleii, mai ales în locurile susceptibile de a fi implicate în transportul ionilor. Din acest punct de vedere ele sunt asemănătoare celulelor epidermice, putând fi ușor deosebite de masa țesutului fundamental.

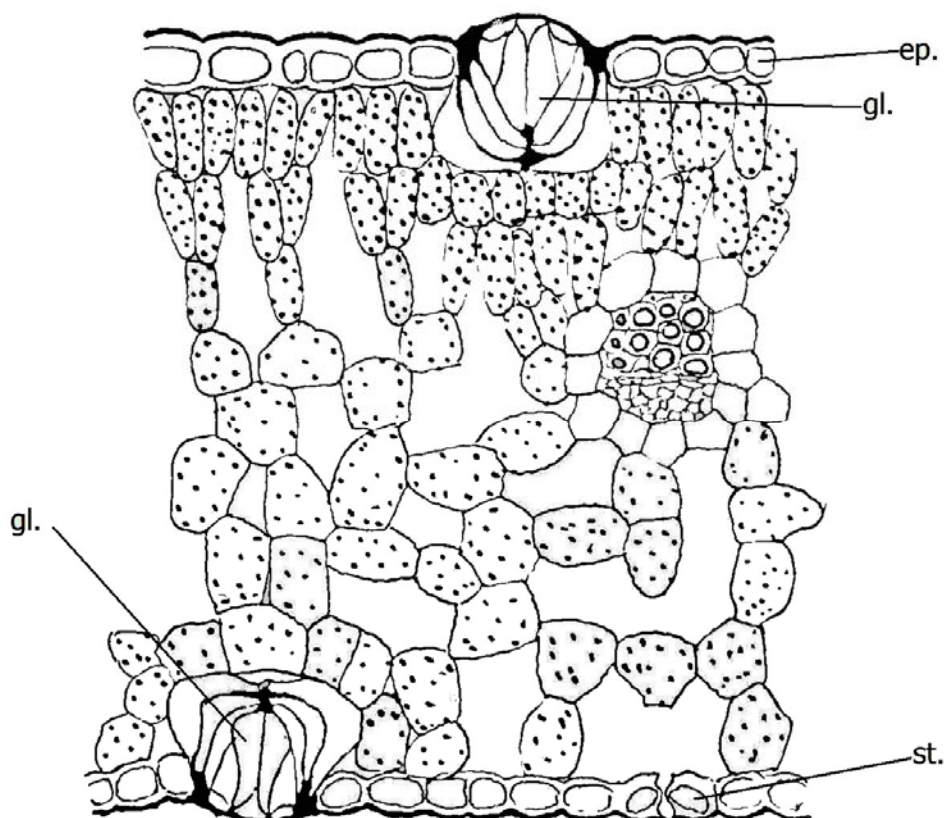


Fig. 52. Secțiune transversală prin limbul foliar de *Statice gmelini*: ep. – epidermă; gl. – glandă; st. – celulă stomatică (după Ruhland, 1915).

De Fraine (1916) a investigat histoanatomic două specii din familia *Plumbaginaceae*: *Statice binervosa* și *S. bellidifolia*. El era de părere că glandele epidermice sunt o caracteristică bine pronunțată și constantă pentru reprezentanții acestei familii; structura acestor formațiuni secretoare pare să fie aproximativ identică la toți taxonii din flora britanică.

Deși aceste glande sunt de două categorii distincte, care aparent diferă prin structură, sunt posibile și „stadii” tranziționale, intermediare între acestea două.

Glandele mucilagigene sunt foarte abundente pe fața superioară a tecii foliare de la *S. binervosa*, formând, în cea mai mare parte, un șir continuu de-a lungul

acesteia. Pe măsură ce ne îndepărtăm de teacă, numărul lor descrește progresiv, până când acestea „trec”, prin stadii intermediare, în al doilea tip de glandă.

Celulele secretoare sunt numeroase, cu pereții foarte subțiri, fiind prismatice, columnare sau conice, putând să fie sau nu separate de pereți transversali; conținutul acestor celule este fin granulat (fig. 56, 57).

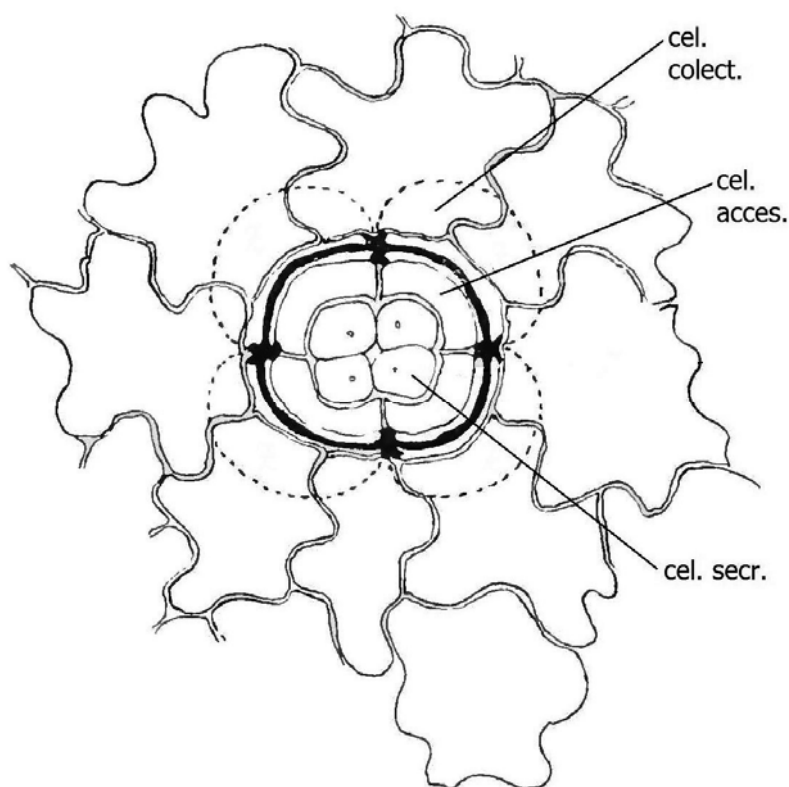


Fig. 53. Glanda de *Statice gmelini*, în secțiune superficială: cel. acces. – celule accesorii; cel. colect. – celule colectoare; cel. secr. – celule secretoare (după Ruhland, 1915).

În apexul caulinar, aceste glande mucilagigene (fig. 58) se pare că au rolul de a menține conul vegetativ și mugurii axilari acoperiți cu mucilagiu, ceea ce ar putea preveni deshidratarea, printr-un control al transpirației.

La *Statice bellidifolia*, glandele mucilagigene sunt mai puțin numeroase decât la *S. binervosa*.

Este interesant că mucilagiul secretat de aceste glande este asociat cu tanin, care este abundent, de altfel, în întreaga plantă; rolul și semnificația acestuia sunt dificil de precizat.

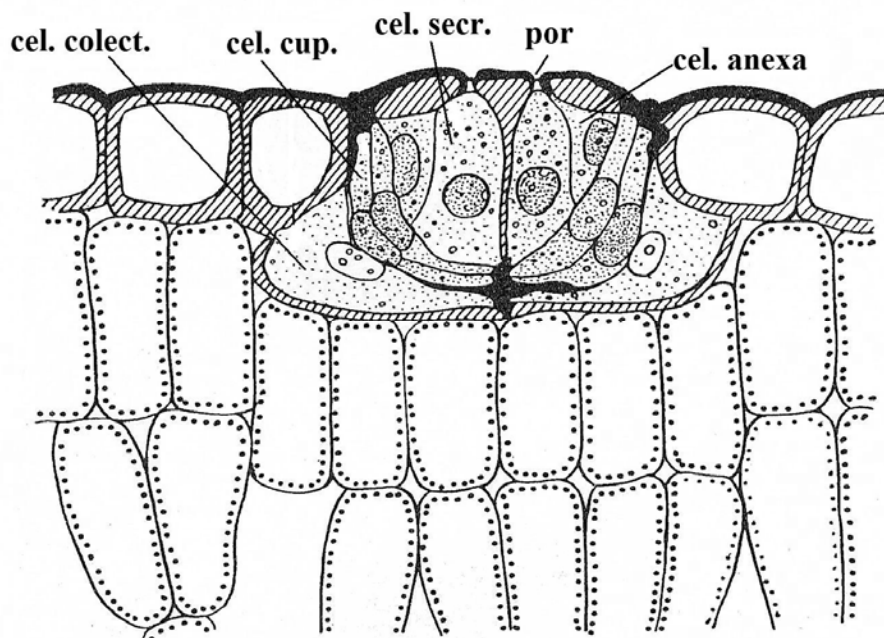


Fig. 54. Secțiune transversală prin glanda de *Limonium gmelini*: cel. secr. – celulă secretoare; cel. cup. – celulă în formă de cupă; cel. anexă – celulă anexă (adiacentă); cel. colect. – celulă colectoare (după Ruhland, 1915).

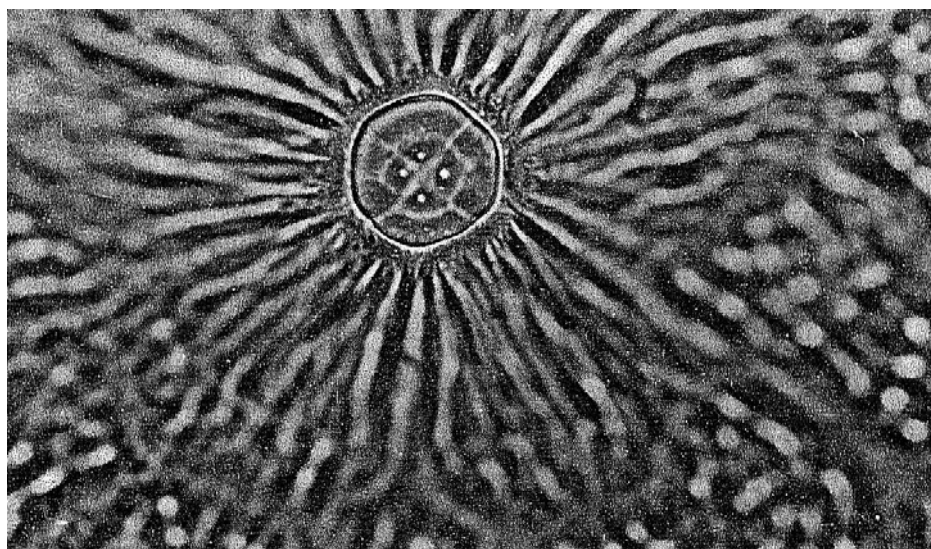


Fig. 55. Pori localizați în fiecare din celulele secretoare de *Limonium latifolium* (după Waisel, 1972).

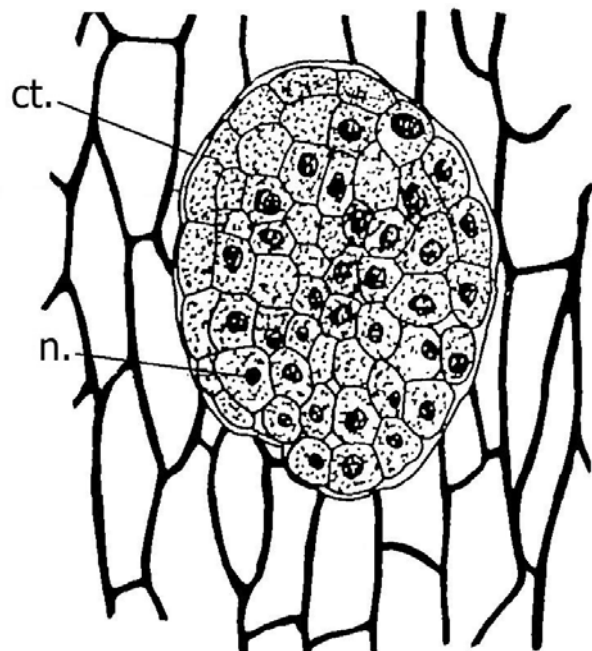


Fig. 56. Glandă mucilagigenă, văzută de față, localizată la baza tecii foliare de *Statice binervosa*:
ct. – cuticulă; n. – nucleu (după De Fraine, 1916).

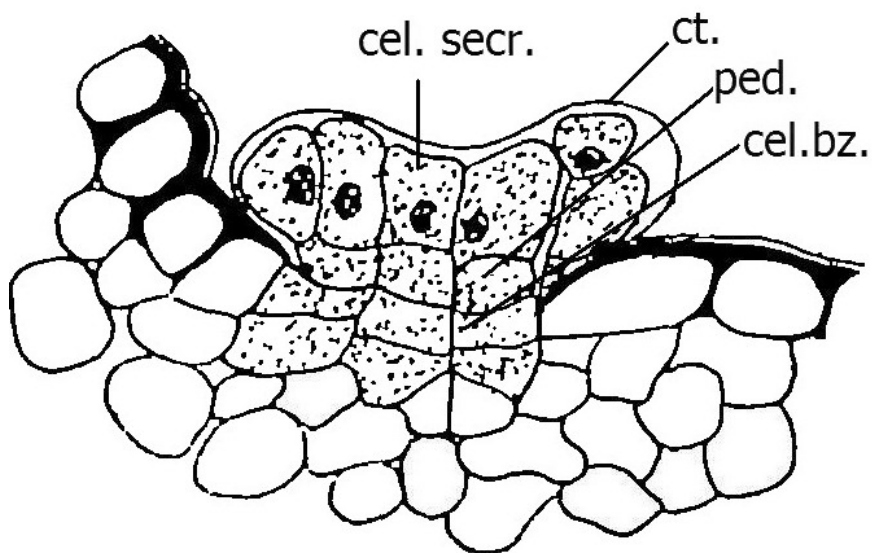


Fig. 57. Glandă mucilagigenă, în secțiune transversală, de la baza tecii foliare de *Statice binervosa*:
cel. bz. – celule bazale; cel. secr. – celule secretoare; ct. – cuticulă; ped. – pedicel
(după De Fraine, 1996).

Glandele Mettenius („organele Licopoli”) sunt localizate pe ambele fețe ale limbului și pe axa inflorescenței.

Structura acestora „respectă” descrierea făcută de Vuillemin (1887), comentată în rândurile de mai sus, adică opt celule glandulare înconjurate de patru celule anexe (accesorii) (fig. 59, A–C).

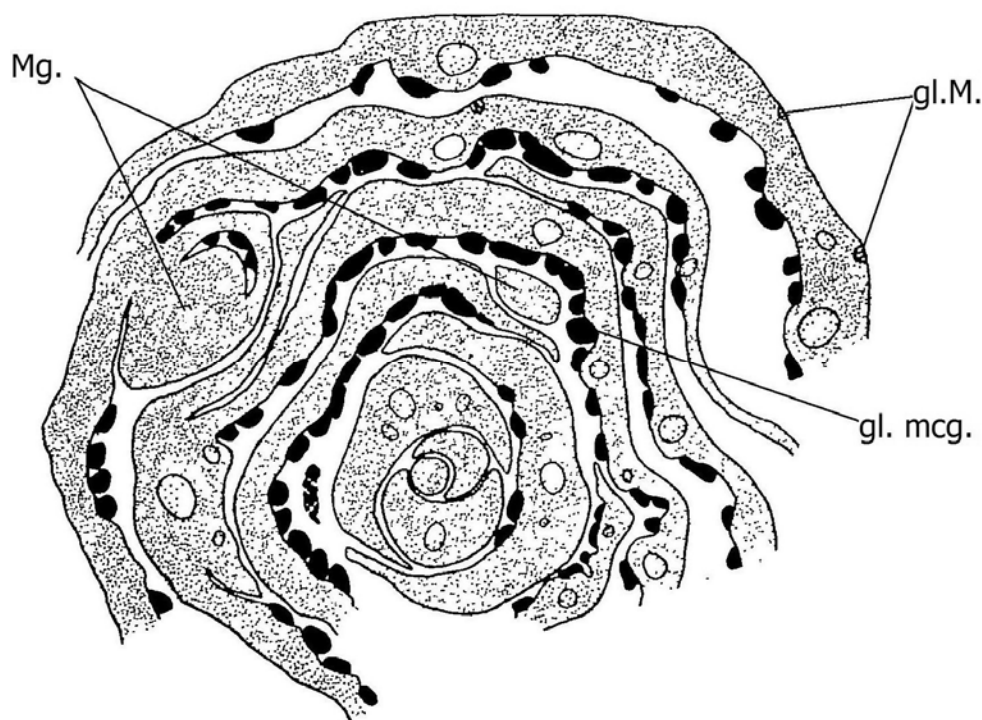


Fig. 58. Secțiune transversală prin apexul caular de *Statice binervosa*: gl. mcg. – glande mucilagene; gl. M. – glande Mettenius; Mg. – muguri (după De Fraine, 1916).

La ambele specii investigate de De Fraine (1916), toți pereții care separă celulele accesorii (anexe) de celulele glandulare sunt cutinizati, cuticula fiind continuă de-a lungul suprafeței externe a glandei; astfel, întreaga glandă este „înglobată” de un strat cuticularizat.

De Fraine sintetizează cele două puncte de vedere existente cu privire la modul de funcționare a acestor glande:

- a. Conform lui Licopoli și Maury, produsul secreției se acumulează în spațiul care rezultă din separarea celor patru celule glandulare interne, fiind evacuat ca urmare a tensiunii celulelor care rămân întotdeauna unite prin părțile lor interioare.

- b. De Bary, Volkens și Woronin considerau eliminarea produsului secreției ca pe un simplu fenomen osmotic, Volkens fiind chiar de părere că glanda acționează ca o valvă care intervine atunci când transpirația părților aeriene depășește absorbția apei de către rădăcini.

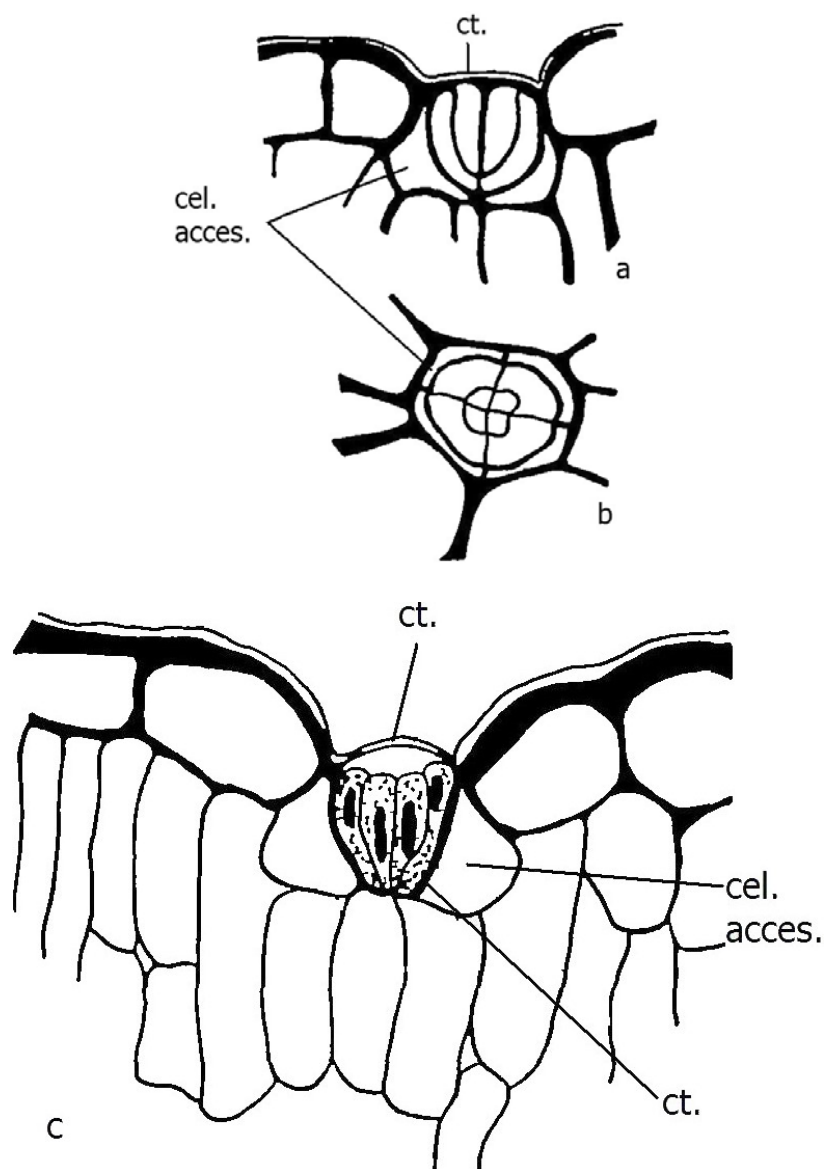


Fig. 59. Glande Mettenius din structura frunzei de *Statice binervosa*: a, c – secțiune transversală; b – secțiune superficială; cel. acces. – celule accesorii; ct. – cuticulă (după De Fraine, 1916).

În cele mai multe situații, glandele de la speciile de *Plumbaginaceae* sunt răspândite pe aproape toate părțile aeriene ale plantei, dar mai ales pe frunze. La *Statice pruinosa*, numărul glandelor de pe tulpină depășește pe cel de pe frunze, unde ele sunt mai puține decât stomatele. În plus, glandele de la această specie sunt localizate în vârful unor structuri speciale (fig. 60). La *Statice gmelini*, numărul glandelor reprezintă cam a zecea parte din numărul de stomate (Ruhland, 1915).

În tabelul de la pagina 70 prezentăm numărul și distribuția glandelor la diferite specii din familia *Plumbaginaceae*.

La toate speciile, investigate de diferiți autori, formarea glandelor este inițiată încă din stadii timpurii ale dezvoltării frunzei și diferențierea lor se încheie mult mai devreme decât cea a altor țesuturi foliare. Asta ar putea să sugereze importanța lor specială în dezvoltarea „organului” (Helder, 1956). Asupra ontogenezei unor asemenea structuri vom reveni ceva mai departe.

Celulele glandelor salifere diferă din multe puncte de vedere de cele epidermice înconjurătoare, precum și de cele parenchimatice. Celulele glandulare sunt lipsite de o vacuolă centrală, iar numărul mitocondriilor și al altor organite este mult mai mare. Aceste trăsături ar putea sugera că celulele glandulare nu funcționează inițial ca organe „acumulative”, ci mai degrabă ca celule de tranzit. Sărurile sunt transportate la exterior prin mecanisme specifice, consumatoare de energie, care provine din activitatea mitocondriilor.



Fig. 60. Glande localizate pe tulpina de *Statice pruinosa* (după Waisel, 1972).

Familia	Specia	FRUNZĂ		TULPINĂ	AUTORUL
		Epiderma superioară	Epiderma inferioară		
Plumbaginaceae	<i>Statice gmelini</i>	722	644		a
	<i>S. bellidifolia</i>	960	830		b
	<i>S. binervosa</i>	750	1240		b
	<i>S. sinuata</i>	700	1200		c
	<i>S. graeca</i>	1100	900		c
	<i>S. pruinosa</i>	1900	1300	4000	c
	<i>Limonium latifolium</i>	3300	2900		c
	<i>Plumbago capensis</i>	2900	2100	300	c
	<i>P. europaea</i>	1500			c
	<i>Limonium vulgare</i>	3066±272	2952±246		e
	<i>Limoniasstrum monopetalum</i>	1979	2406		d
	<i>Armeria maritima</i>	565±37	548±35		e

Numărul glandelor salifere/cm² la diferite specii din familia *Plumbaginaceae*;
a – Ruhland, 1915; b – de Fraine, 1916; c – Waisel, 1972; d – Batanouny și Abo Sitta, 1977;
e – Rozema și Gude, 1981.

În unele situații, însă, concentrația ionilor în celulele glandulare poate să fie ridicată în comparație cu celulele adiacente. De fapt, există multe asemănări între procesele de transport activ care operează la nivelul glandelor și cele care acționează în alte organe sau țesuturi.

Structurile care controlează transportul ionilor, analoage benzilor caspariene din endoderma rădăcinilor, au fost evidențiate și la nivelul glandelor salifere. Unele din celulele glandulare sunt caracterizate prin pereți cutinizați și suberificați, mai ales cei care limitează celulele parenchimatice obișnuite. În unele locuri, citoplasma este conectată strâns la aceste benzi, exact ca și în celulele caspariene.

Anderson (1974) a investigat câteva specii de halofite care vegetează în sărăturile Carolinei de Nord (SUA), printre care și două specii de *Limonium*: *L. carolinianum* și *L. nashii*. La *Limonium* sp⁷, glandele și stomatele sunt localizate pe ambele epiderme ale limbului foliar (fig. 61). Glanda este formată din cel puțin două celule colectoare interne, care acumulează mici vezicule de săruri prin intermediul plasomdesmelor, și din șase sau mai multe celule secretoare, care nu sunt acoperite de cuticulă (fig. 62).

⁷ Din nefericire, atunci când este descrisă structura organelor vegetative, în text, aceasta este făcută pentru *Limonium* sp., deoarece, așa cum explică autorii, din cauza unor dificultăți legate de conservarea materialului, în momentul investigării nu s-au mai putut diferenția taxonomic cele două specii (n.n.).

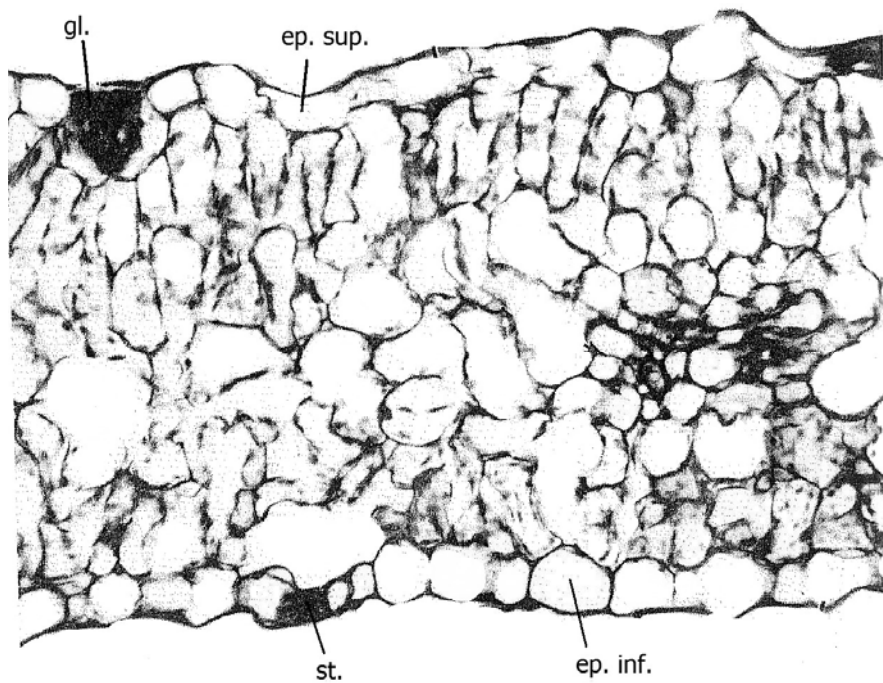


Fig. 61. Secțiune transversală prin limbul foliar de *Limonium sp.*: ep. inf. – epidermă inferioară; ep. sup. – epidermă superioară; gl. – glandă; st. – stomată (după Anderson, 1974).

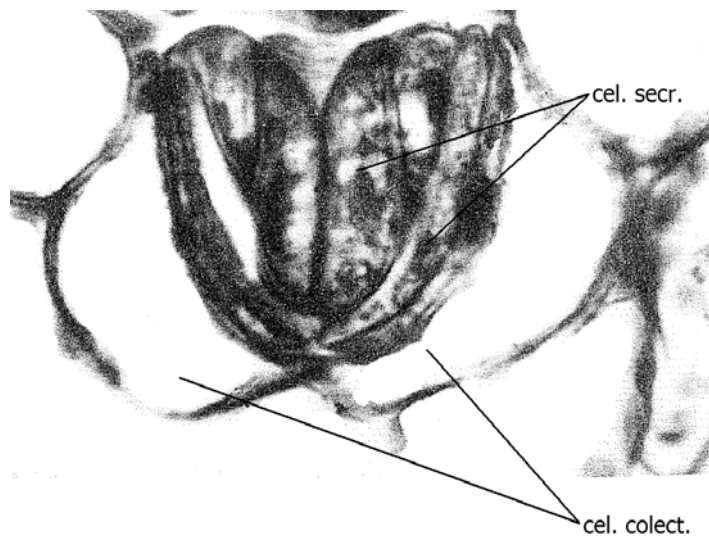


Fig. 62. Glandă saliferă de *Limonium sp.*: cel. colect. – celule colectoare; cel. secr. – celule secretoare (după Anderson, 1974).

La *Limoniastrum monopetalum* (fig. 63), specie din regiunile saline și deșertice ale Egiptului, au fost evidențiate de asemeni două tipuri de glande: de cretă (salifere) și mucilagigene (Batanouny și Abo Sitta, 1977).

Glandele de cretă sunt prezente pe ambele fețe ale frunzei (fig. 64), ca și pe tulpinile tinere (fig. 65). Numărul acestora este de $2135/\text{cm}^2$ pe fața inferioară și de $1955/\text{cm}^2$ pe fața superioară a frunzei. La plantele din medii puternic saline, numărul acestora crește: $2406/\text{cm}^2$ pe fața inferioară și $1979/\text{cm}^2$ pe fața superioară. Și suprafața foliară variază la indivizi din habitate diferite: 108 mm^2 în habitate puternic saline și 196 mm^2 în cele mai puțin saline. La plantele transplantate în sere, în condiții de salinitate scăzută și de umiditate adecvată, suprafața frunzei este de 205 mm^2 , având 1759 glande/ cm^2 pe epiderma inferioară și 1373 glande/ cm^2 pe epiderma superioară. De asemenea, a fost evidențiat un număr mai redus de glande decât de stomate.

Glandele salifere (de cretă) sunt situate sub nivelul celulelor epidermice, ceea ce pare să faciliteze reținerea masei excretate (fig. 66). Batanouny (1973) a stabilit că structura acestora este formată din 12 celule, înconjurate de 4 celule anexe („Nebenzellen.”, în orig.). Cele 12 celule secretoare sunt aranjate în grupe de câte 4, separate prin pereți groși, în unghi drept unul față de celălalt și perpendiculare pe suprafață (fig. 67).



Fig. 63. *Limoniastrum monopetalum* (după Coste, 1906).

Cele 4 celule anexe înconjoară celulele secretoare. În vârful glandei se află un por înconjurat de o deschidere transversală la suprafața frunzei. Cele 12 celule glandulare au pereții extrem de groși, exceptând, într-o mică măsură, pereții adiacenți bazei glandei; celulele glandulare sunt lipsite de vacuolă centrală, având citoplasmă granulară și nucleu mare. Peretele extern al celulelor anexe este puternic cutinizat. De asemenea, fețele superioare ale glandei și celulele epidermice înconjurătoare sunt acoperite de o cuticulă fină.

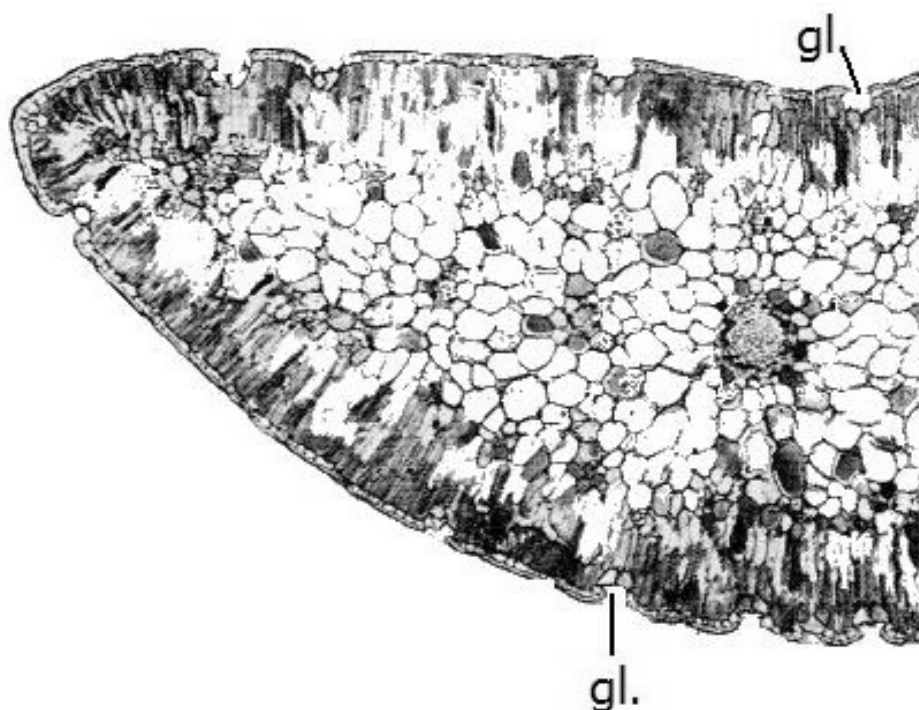


Fig. 64. Glande salifere (gl.) pe ambele fețe ale limbului foliar de *Limoniastrum monopetalum* (după Batanouny și Abo Sitta, 1977).

Glandele mucilagigene, la aceeași specie, sunt răspândite la baza tecii foliare, pe fața sa superioară, în contact cu tulpina. La fața inferioară (externă) există glande de cretă. Glandele mucilagigene sunt abundente la baza tecii și sunt mai puțin numeroase pe măsură ce ne îndepărtăm de aceasta, până ce sunt înlocuite de glandele salifere (de cretă). Glandele mucilagigene sunt localizate deasupra nivelului epidermei, pe un fundament (soclu) format din câteva celule solide (fig. 68). Celulele secretoare variază ca număr și pot fi prismatice, columnare sau conice. Celulele glandulare sunt înconjurate de celule anexe mari, nesecretoare. Glanda este conturată de un strat cutinizat. Văzută de față, glanda mucilagigenă are un contur circular sau oval (fig. 69).

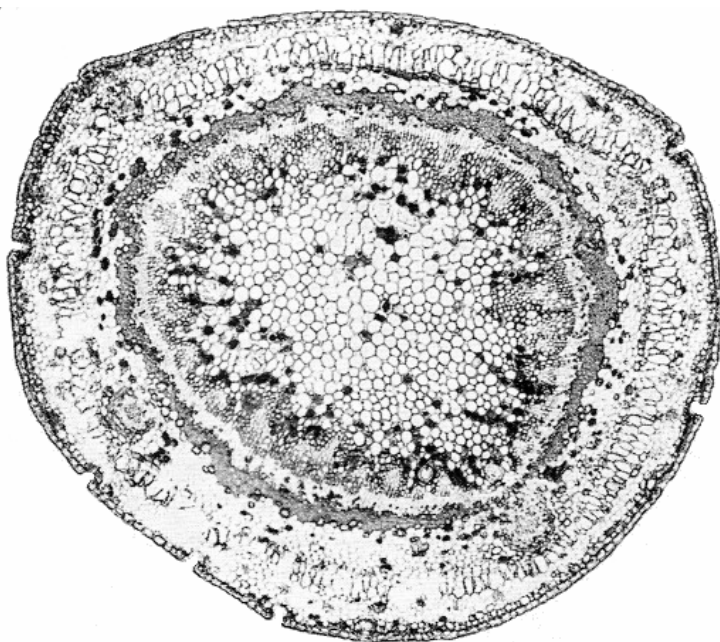


Fig. 65. Glande salifere sub nivelul epidermei în tulpina de *Limoniastrum monopetalum* (după Batanouny și Abo Sitta, 1977).

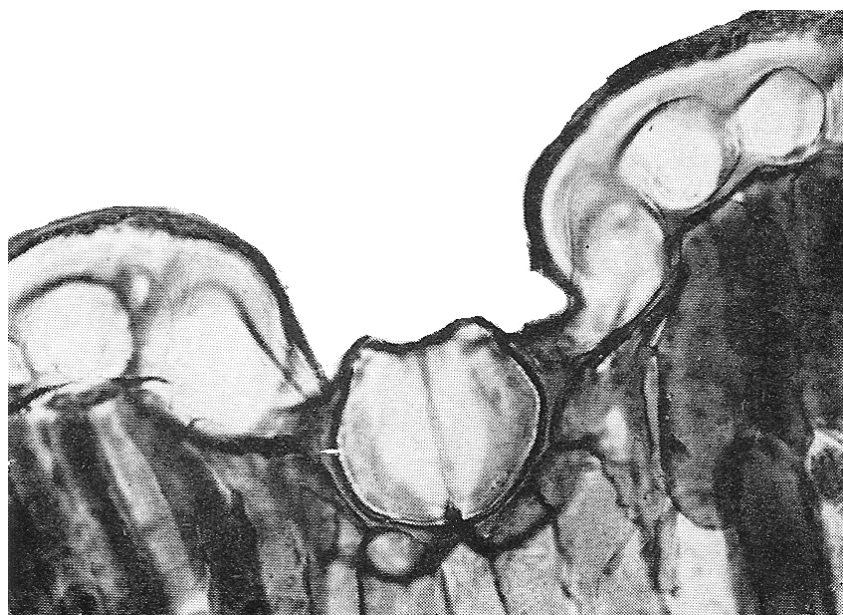


Fig. 66. Secțiune transversală prin limbul foliar de *Limoniastrum monopetalum*; se poate observa cu ușurință cuticula din jurul glandei (după Batanouny și Abo Sitta, 1977).

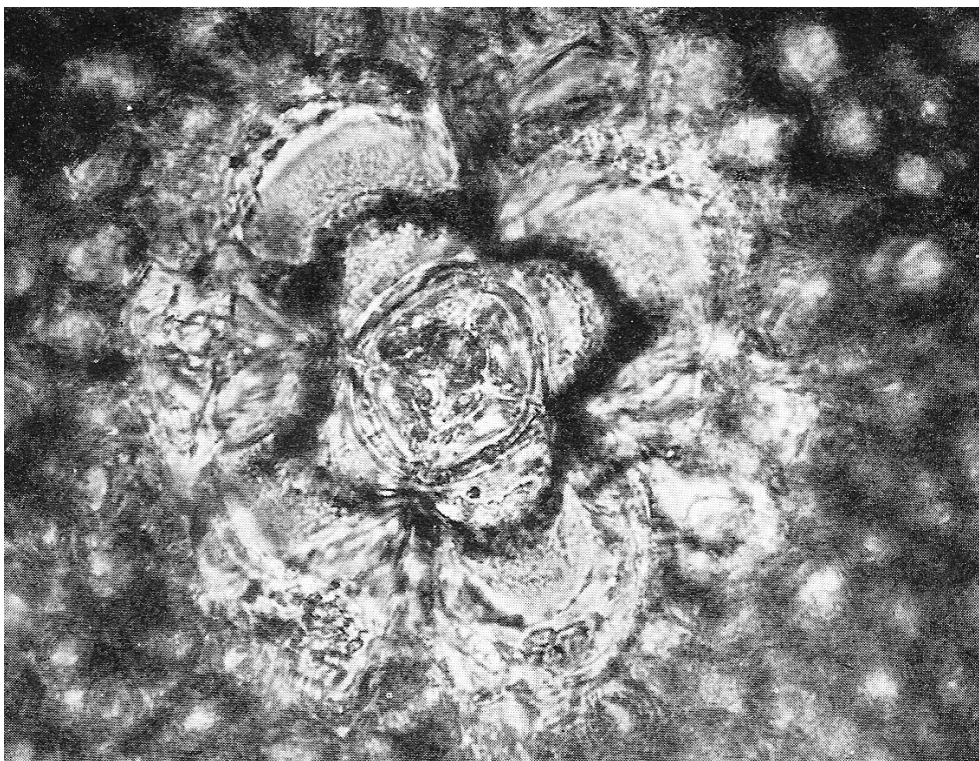


Fig. 67. Glandă de cretă, văzută de față, la *Limoniastrum monopetalum* (după Batanouny și Abo Sitta, 1977).

Secreția produsă de glandele mucilagigene apare pe suprafața frunzei sub formă de „tuberculi” albicioși, care dispar dacă sunt tratați cu acid hidrocloric.

Prin intermediul acestor glande este eliminat excesul de săruri din corpul plantei. Prezența acestor secreții pe suprafața organelor responsabile de transpirație ar putea fi un mecanism prin care planta își reduce consumul de apă.

Și la specia *Limonium delicatulum* au fost puse în evidență două categorii de glande: cele salifere și cele mucilagigene (Batanouny, Hassan și Fahmy, 1992); *L. delicatulum* este o specie care vegetează la baza dunelor maritime de pe coastele saline mediteraneene și cele ale Egiptului.

La noi, glandele salifere au fost studiate de Moțiu și colab. (1987) la *Limonium gmelini* (fig. 70); autorii au arătat că în epiderma organelor aeriene sunt prezente „organele” Licopoli (cu rol în secreția carbonatului de calciu), reprezentate de complexe octocelulare, și glande mucilagigene foarte rare.

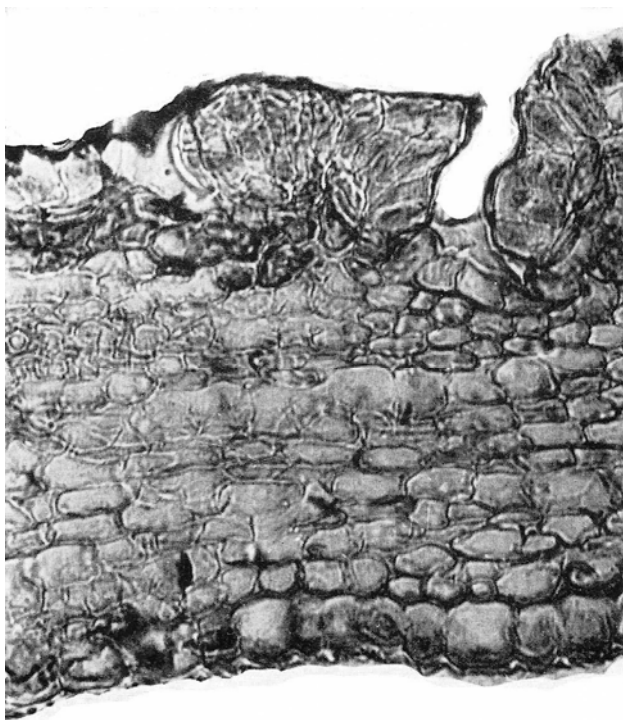


Fig. 68. Secțiune transversală prin teaca frunzei de *Limoniastrum monopetalum* (după Batanouny și Abo Sitta, 1977).

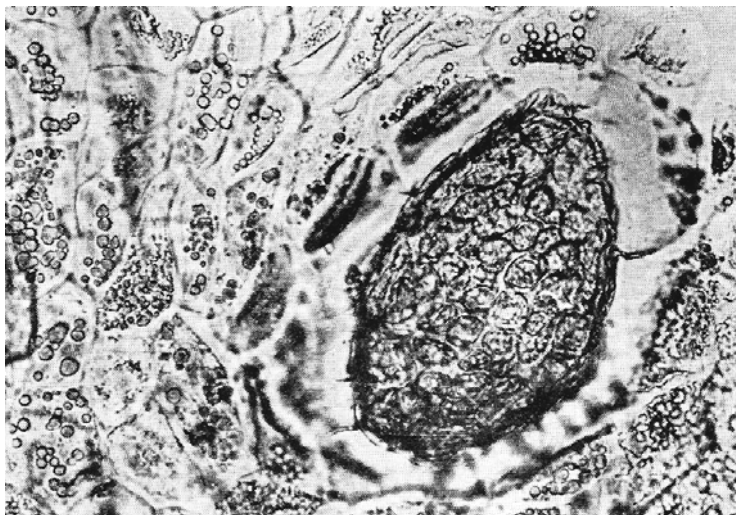


Fig. 69. Glandă mucilagigenă, văzută de față, la *Limoniastrum monopetalum* (după Batanouny și Abo Sitta, 1977).

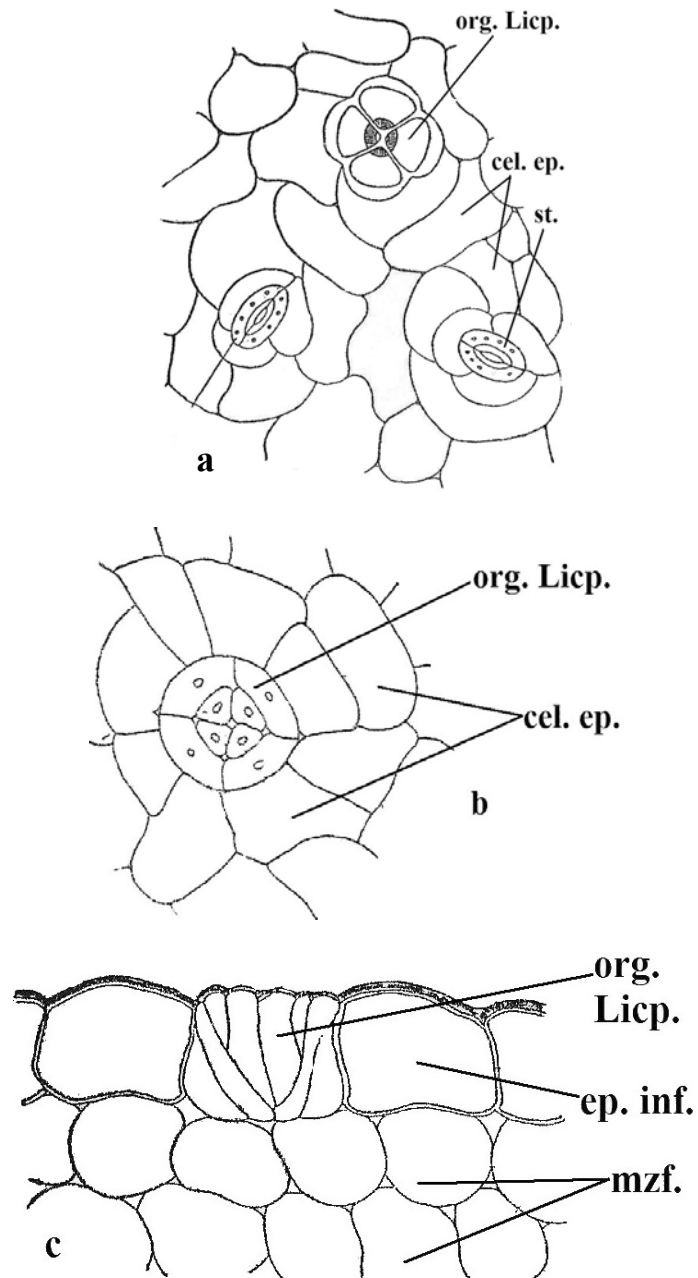


Fig. 70. Glande salifere la *Limonium gmelini*: a – epiderma foliară văzută de față; b – „organul” Licopoli; c – secțiune transversală prin limbul foliar (cel. ep. – celule epidermice; ep. inf. – epidermă inferioară; mzf. – mezofil; org. Licp. – organul Licopoli) (după Moțiu și colab., 1987).

Glande salifere pluricelulare au fost evidențiate de Batanouny (2001) și la o altă specie de *Limonium*, și anume, *L. axilare* (fig. 71).



Fig. 71. Glandă saliferă la *Limonium axilare* (după Batanouny, 2001).

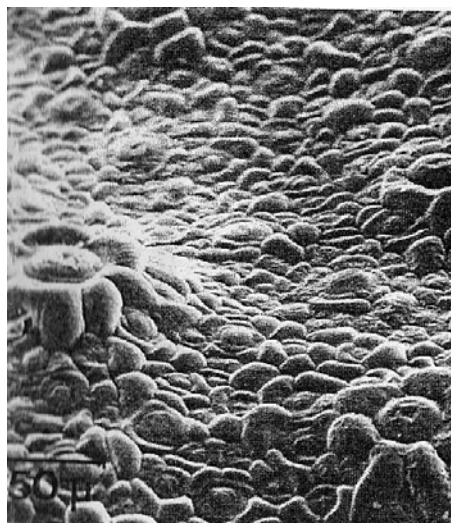


Fig. 72. Glandă de *Limonium* (după Wiehe și Brecke, 1990).

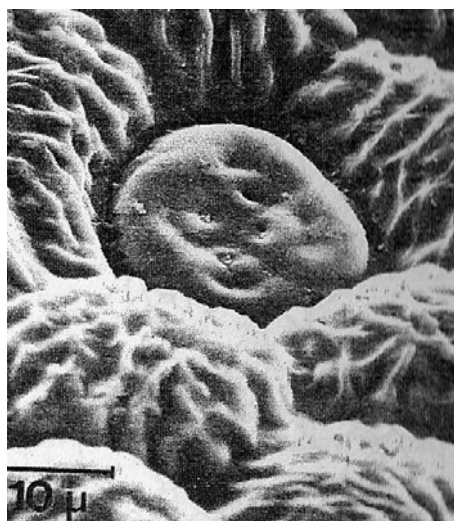


Fig. 73. Glandă de *Limonium*, mult mărită (după Wiehe și Brecke, 1990).

Limonium marisolii, o specie care vegetează pe țărmurile maritime, și *L. leonardi-llorensii*, care vegetează pe stânci calcaroase din Spania, prezintă și ele glande secretoare de săruri (fig. 74) (Llorenc, Carvalho și Rossello, 1998).

Dickison (2000) considera că glanda de *Limonium gmelini* este formată din 16 celule glandulare, care se suprapun peste 4 celule colectoare, conectate cu mezofilul prin plasmodesme.

Lambers, Chapin III și Pons (2008) consideră că secreția sărurilor prin glande de la nivelul frunzelor este mai avantajoasă pentru plantă, față de secreția la nivelul rădăcinilor⁸; în figura 75 sunt surprinse diferite stadii de dezvoltare a glandei de *Limonium ramossissimum*, iar în figura 76, glanda matură de pe epiderma superioară a frunzei de la *Acantholimon ulicinum* var. *creticum*.

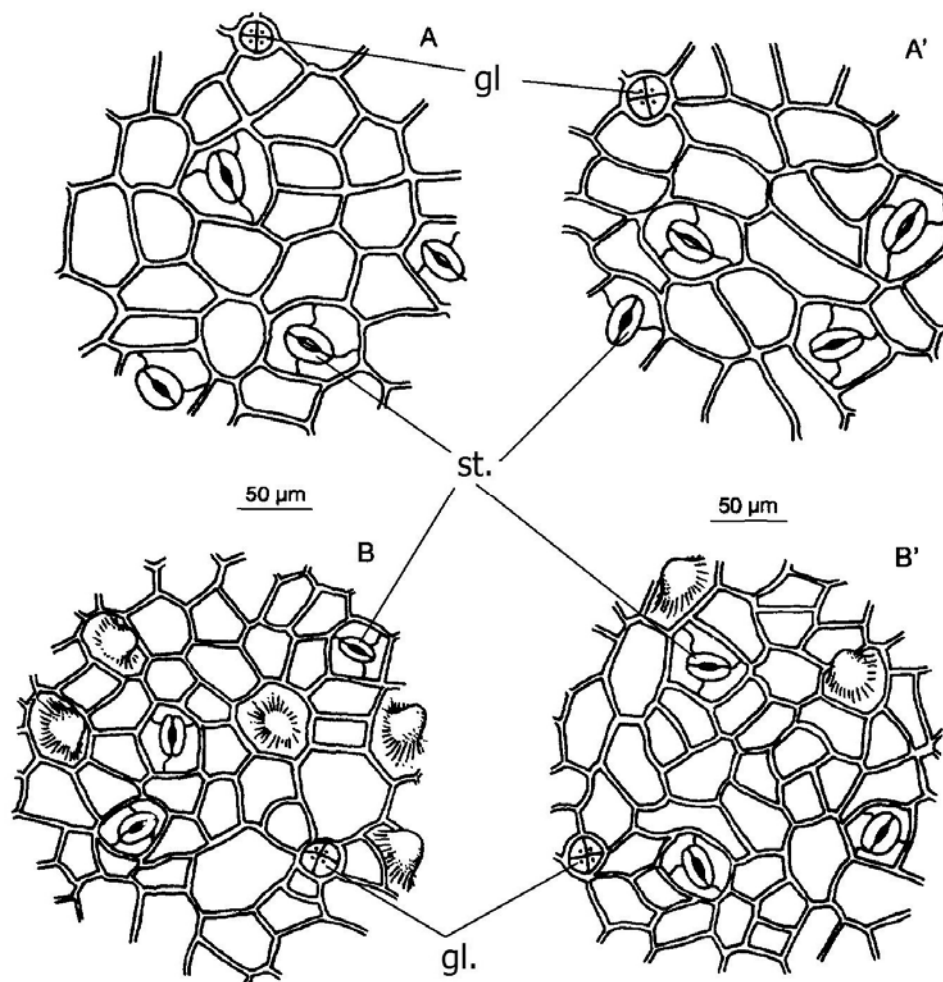


Fig. 74. Secțiuni superficiale ale limbului floiar de *Limonium leonardi-lorensii*: A – epidermă superioară; A' – epiderma inferioară) și *L. marisolia* (B – epiderma superioară; B' – epiderma inferioară): gl. – glandă; st. – stomate)
(după Llorenc, Carvalho și Rossello, 1998).

⁸ Există și acest mecanism, al secreției sărurilor la nivelul rădăcinilor, în special la unele specii de mangrove (n.n.).

Rezultatele investigațiilor noastre (Grigore și Toma, 2010, date nepublicate) asupra speciei *Limonium gmelini* au evidențiat glande salifere („organe” Licopoli) în structura limbului foliar, la nivelul ambelor epiderme (fig. 77–80), confirmând structura octocelulară descrisă și de alți autori. În plus, am observat asemenea glande și la nivelul epidermei pețiolului frunzei, dar acestea sunt mai rare.

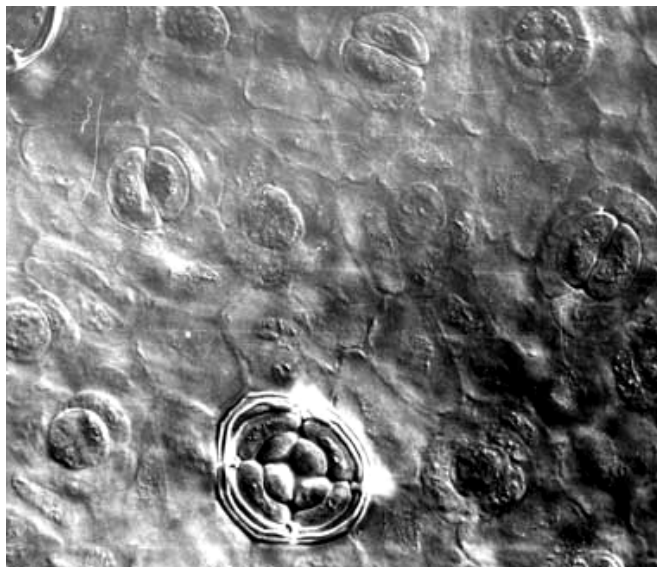


Fig. 75. Stadii ale dezvoltării glandei din frunza de *Limonium ramossissimum* (după Lambers, Chapin III și Pons, 2008).

Din punct de vedere **ultrastructural**, glandele plumbaginaceelor au fost studiate de Arisz *et al.* (1955), Ziegler și Lüttge (1966), Hill (1967a, b), Larkum și Hill (1970), Campbell, Thomson și Platt (1974), Thomson (1975), Faraday și Thomson (1986), Vassiliev și Stepanova (1990).

Studiile de ultrastructură efectuate de Campbell, Thomson și Platt (1974) au arătat că glanda de *Limonium latifolium* (fig. 81) este formată din 16 celule delimitate aproape în totalitate de cuticulă (Faraday, Quinton și Thomson, 1986), care prezintă mici întreruperi, de-a lungul zonei de transfuzie, la suprafața bazală a glandei. Cuticula se termină în zona de transfuzie, neexistând indiciile existenței unei bariere cuticulare între pereții celulari ai zonei de transfuzie și apoplastul frunzei. După imersarea frunzelor în soluție de lanthanum⁹, au fost observate depozite electrono-dense în apoplastul frunzei, fiind intens localizate la nivelul pereților celulelor din mezofil, precum și la nivelul celulelor zonei de transfuzie (fig. 82).

⁹ Lanthanumul este un component chimic folosit în studii de microscopie electronică drept trasor (marker) electrono-dens.

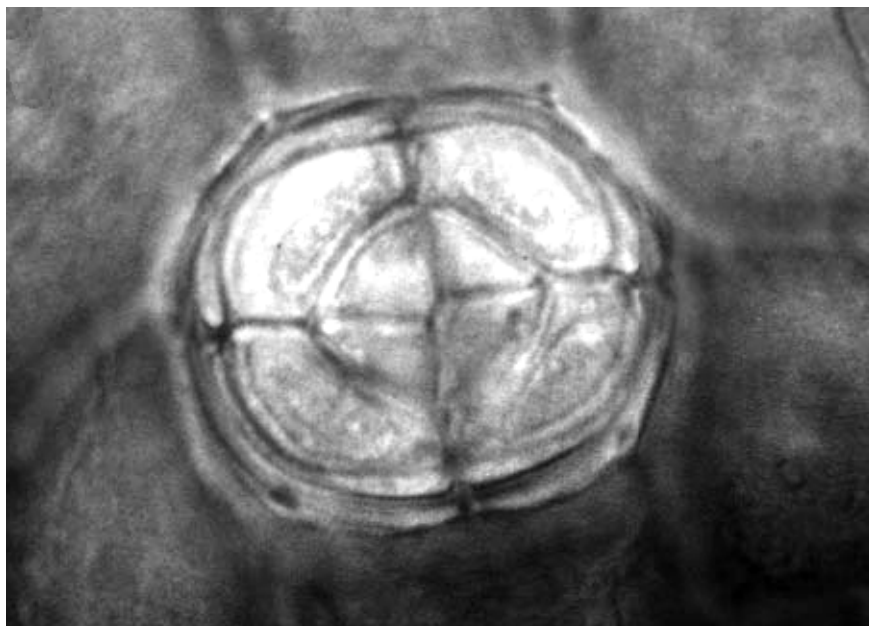


Fig. 76. Glandă matură din epiderma superioară a frunzei de *Acantholimon ulicinum* var. *creticum* (după Lambers, Chapin III și Pons, 2008).

Afirmam, în rândurile de mai sus, că glandele de la *Limonium* se încadrează în primul tip structural și ultrastructural. Pereții celulelor colectoare sau sub-bazale nu sunt cuticularizați în apropierea zonei de transfuzie; în plus, în pereții celulelor secretoare apar numeroase protuberanțe. Ziegler și Lüttge (1966, 1967) au constatat că unele din aceste protuberanțe sunt asociate cu plasmodesme între celulele secretoare. În fine, în celulele secretoare sunt prezente vacuole și plastide (fig. 83).

Și la *Aegialitis* apar protuberanțe de-a lungul pereților celulelor secretoare, deși mai rar decât la glandele altor specii (Thomson, 1975). Atkinson *et al.* (1967) au evidențiat la *Aegialitis* o concentrare a mitocondriilor în apropierea plasmodesmelor peretelui dintre celulele bazale și cele sub-bazale ale glandei. Studiile lui Thomson (1975) nu au putut susține această afirmație (fig. 84). Reticulul endoplasmatic este bine dezvoltat la această specie, fiind în contact direct cu peretele celular al celulelor bazale (Atkinson *et al.*, 1967).

Batanouny (2001) a evidențiat glanda salină de la *Limonium raddiana* (*L. delicatulum*) care, văzută la microscopul electronic de baleiaj, are configurația ce poate fi văzută în figura 85, adică trei inele concentrice, fiecare format din patru celule secretoare.

Morales și colab. (2001) au pus în evidență glande salifere la alte două specii de *Limonium* (*L. pectinatum* și *L. caspia* × *L. latifolium* cv. Beltlaard), constatând că la primul taxon secreția ionilor de Na^+ și Cl^- a fost mai intensă.

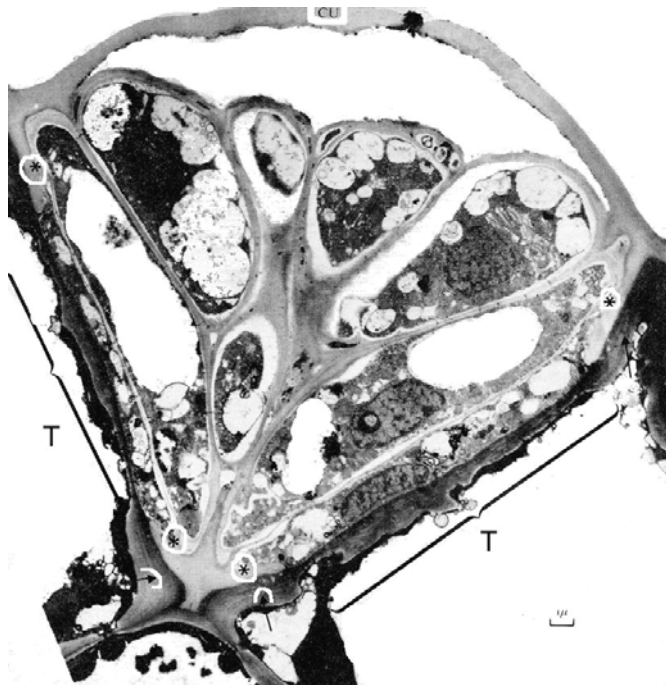


Fig. 81. Ultrastructura glandei de *Limonium latifolium* în soluție de NaCl 3%:
cu – cuticulă; T – zonă de transfuzie; * – cuticulă; → – perete celular
(după Campbell, Thomson și Platt, 1974).

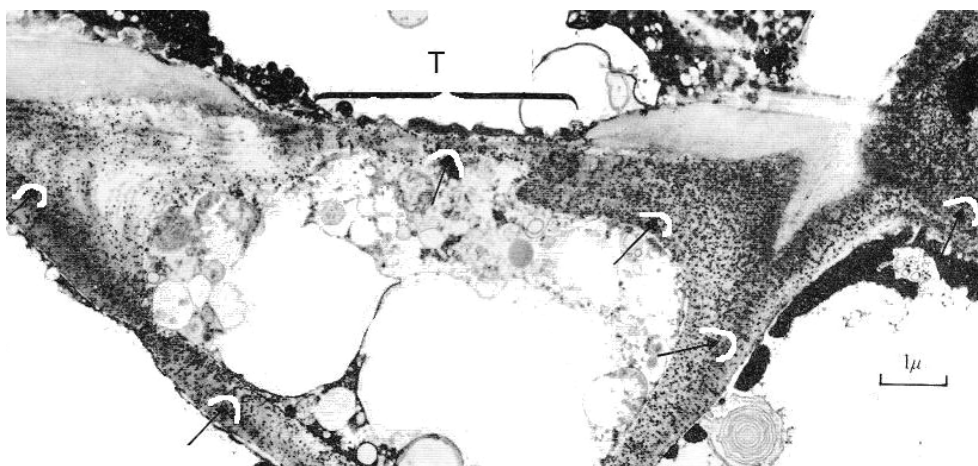


Fig. 82. Porțiunea internă a glandei de la *Limonium latifolium*: T – zonă de transfuzie,
→ – depozite de lanthanum (după Campbell, Thomson și Platt, 1974).



Fig. 83. Porțiune din glanda de *Limonium*: c – compartiment colector; cu – cuticulă; t – zonă de transfuzie; lc – cuticulă laterală; v – vacuolă; (*) indică faptul că pereții nu sunt cuticularizați în zona de transfuzie (după Thomson, 1975).



Fig. 84. Glanda de la *Aegialitis*: c – compartiment colector; cu – cuticulă; lc – cuticulă laterală; n – nucleu; t – zonă de transfuzie; v – vacuolă (după Thomson, 1975).



Fig. 85. Glandă salină de *Limonium raddiana*: Cc – celule colectoare;
N – nucleu; vacuolă (după Batanouny, 2001).

3.2. GLANDE SALIFERE LA SPECII DIN FAMILIA TAMARICACEAE

Alte glande salifere care au reținut atenția, pe lângă cele ale plumbaginaceelor, sunt cele care apar la genul *Tamarix* (de Bary, 1884; Metcalfe și Chalk, 1957; Ghazanfar și Fisher, 1998; Orcutt și Nilsen, 2000), în special la *T. aphylla* (Marloth, 1887; Brunner, 1909; Decker, 1961; Berry și Thomson, 1967; Thomson și Liu, 1967; Fahn, 1967; Waisel *et. al.*, 1966; Shimony și Fahn, 1968; Thomson,

Berry, Liu, 1969; Berry, 1970; Campbell, Thomson, Platt, 1974; Thomson, 1975; Campbell, Thomson și Platt, 1975; Bosabalidis și Thomson, 1984; Storey și Thomson, 1994; Prasad, 1996; Beck, 2005; Evert, Esau și Eichhorn, 2006; Waisel, 2006), dar și la *T. ramosissima* (Gibson, 1996; Miller, 2008), *T. pentandra* (Campbell și Strong, 1964), *T. smyrnensis* (Manousaki *et al.*, 2008) sau *T. mannifera* (Warming și Graebner, 1914).

La *Tamarix aphylla* (fig. 86), glanda este formată din 6 celule secretoare cu citoplasmă densă și din 2 celule extraglandulare, colectoare, intens vacuolizate (fig. 87). Celulele secretoare sunt prevăzute cu o „teacă” cuticulară, exceptând câteva porțiuni din pereții celulari care servesc la conectarea cu celulele colectoare. Prin aceste porțiuni, plasmodesmele trec și conectează citoplasmele de la două grupe de celule. Aceste porțiuni din pereții celulari, care sunt străbătute de plasmodesme, formează ceea ce se numește *zonă de transfuzie*, așa cum am menționat în capitoul anterior.

Thomson și Liu (1967) au ajuns la concluzia că în glandele de la *Tamarix* numărul mitocondriilor este mai mare în celulele secretoare externe, mai scăzut în cele din mijloc și mult mai redus în cele interne. Prin același studiu ei au observat că numărul vacuolelor din celulele secretoare variază. Acestea sunt absente aproape în totalitate în anumite glande, în timp ce în altele sunt foarte numeroase, multe dintre ele fiind distribuite de-a lungul periferiei celulelor asociate cu protuberanțele peretelui. O distribuție asemănătoare a vacuolelor a fost înregistrată și de Shimony și Fahn (1968).

La *Tamarix pentandra*, glanda este formată din 6 celule secretoare, cu citoplasmă granulară și nucleu mare, și 2 celule interne, colectoare, vacuolizate; în acest caz glanda se formează dintr-o singură celulă protodermică (Campbell și Strong, 1964).

Warming și Graebner (1914) au evidențiat glande salifere în structura limbului foliar de la *Tamarix mannifera* (fig. 88). Pe secțiuni transversale, au observat o structură de bază cu 6 celule secretoare.

Din punct de vedere ultrastructural, glandele de la *Tamarix* fac parte din grupa celor la care una din trăsăturile caracteristice este faptul că sunt aproape în întregime înconjurate de cuticulă, cu excepția unor mici zone, cele de transfuzie, aflate între cele mai interne celule ale glandei și celulele sub-bazale (Thomson, 1975).

Thomson, Berry și Liu (1969) au realizat un studiu referitor la localizarea și secreția glandelor de *Tamarix aphylla*. S-a constatat că celulele interne, colectoare, au o vacuolă mare, centrală, în timp ce 6 celule externe, secretoare, au o hialoplasmă densă, conținând numeroase mitocondrii (fig. 89). Ca o trăsătură mai neobișnuită a celulelor secretoare, mai ales celei mai externe tetrade, o reprezintă prezența proiecțiilor pereților celulari și a unor mici microvacuole împrăștiate la periferia celulelor. Aceste microvacuole sunt adesea asociate cu proiecțiile pereților; la o mărire mai puternică a microscopului se evidențiază faptul că

membrana microvacuolelor este lipită de plasmalemă, între pereți și proiecțiile pereților.

Studiul sus amintit a permis autorilor să propună și o schemă pentru a explica funcționarea glandei (fig. 90). Astfel, se pare că principala cale de pătrundere a sării în glandă este prin intermediul plasmodesmelor, prezente în pereții dintre celulele secretoare interne și celulele colectoare. Mai departe, trecerea sării de la o celulă la alta se pare că are loc tot prin intermediul plasmodesmelor pereților celulelor secretoare. Sărurile sunt acumulate în microvacuole; acestea migrează și, eventual, fuzionează cu plasmalema de-a lungul pereților și protuberanțelor acestora, eliberând sărurile în pereții celulelor secretoare. În consecință, sarea este mobilizată de-a lungul pereților, trecând prin intermediul porilor la exteriorul glandei.

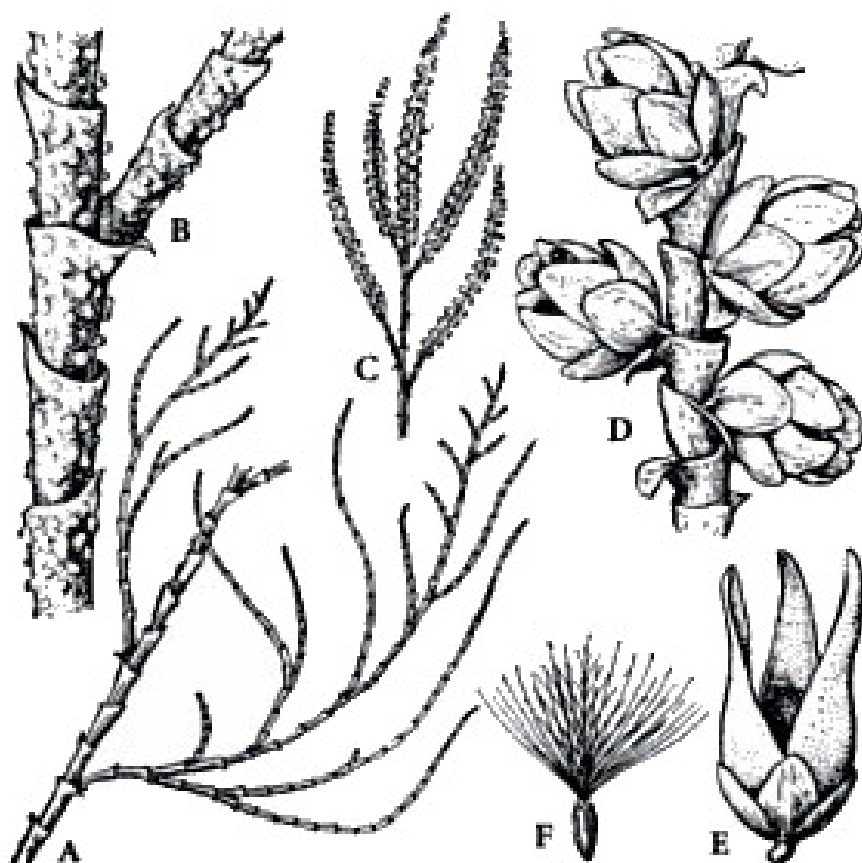


Fig. 86. *Tamarix aphylla*: A – ramură foliată; B – aceeași ramură, indicând frunzele solzoase amplexicaule; C – inflorescență, ansamblu; D – inflorescență, detaliu; E – capsulă dehiscentă; F – sămânță) (după Gaskin, 2003 b).

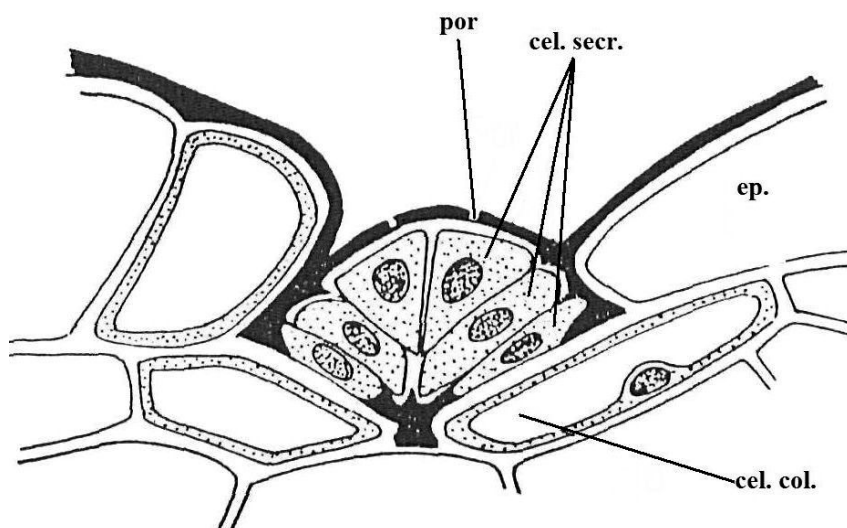


Fig. 87. Glanda saliferă de *Tamarix aphylla*: cel. secr. – celulă secretoare; ep. – epidermă; cel. col. – celulă colectoare (după Fahn, 1988).

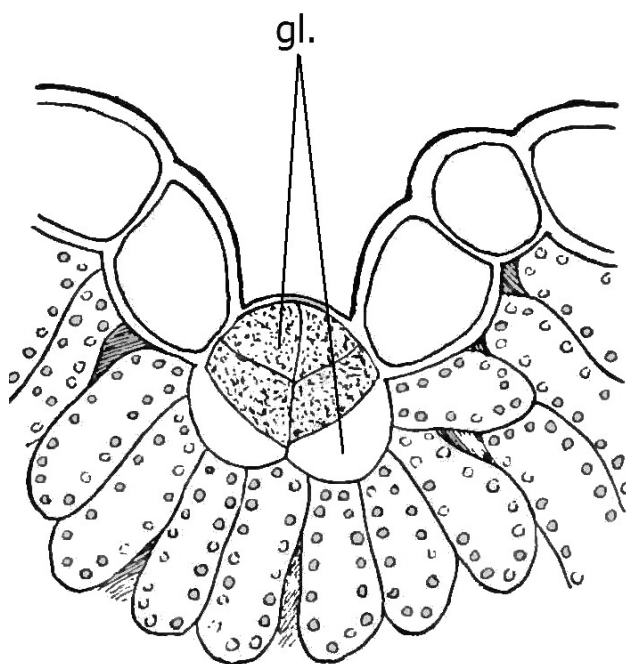


Fig. 88. Glande secretoare (gl.) din structura limbului foliar de la *Tamarix mannifera* (după Warming și Graebner, 1914).

Trecerea sării înapoi, în mezofil, este prevenită de cuticulă, care înglobează glanda și blochează pereții celulelor de la baza glandei. Mitocondriile numeroase din celulele secretoare sugerează că în funcționarea acestor glande intervine un proces foarte activ, dependent de energie.



Fig. 89. Glanda de *Tamarix aphylla*, cultivată în soluție nutritivă cu adaos de potasiu:
m – mitocondrii; v – microvacuole; p – protuberanțe ale peretelui celular
(după Thomson, Berry și Liu, 1969).

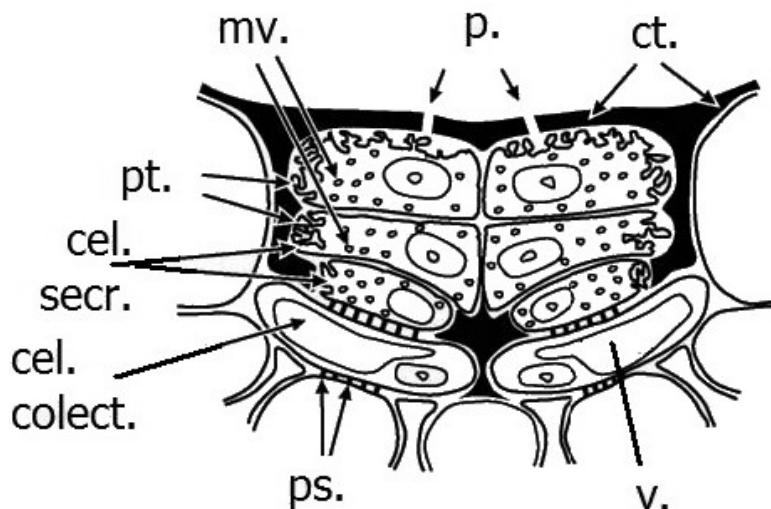


Fig. 90. Schema structural-funcțională a glandei de *Tamarix aphylla*: ct. – cuticulă; cel. secr. – celule secretoare; cel. colect. – celule colectoare; mv. – microvacuole; pt. – protuberanțe ale peretelui; ps. – plasmodesme; v. – vacuolă; p. – pori (adaptat după Thomson, Berry și Liu, 1969; Beck, 2005; Evert, Esau și Eichhorn, 2006; Lambers, Chapin III, Pons, 2008).

Campbell, Thomson și Platt (1974) au studiat ultrastructura glandei de la *Tamarix aphylla* și au făcut următoarele observații: glanda este formată din perechi de celule secretoare, separate de pereți celulari fini (fig. 91); celulele secretoare au numeroase mitocondrii, microvacuole și protuberanțe ale pereților celulari; glanda este delimitată de cuticulă, cu excepția zonei de transfuzie; cuticula se extinde în interior, de-a lungul părților laterale ale glandei, terminându-se în zona de transfuzie; pereții celulari din zona de transfuzie sunt în contact cu pereții celulelor adiacente bazale.

După tratamentul cu lanthanum, un material electrono-dens a fost localizat în apoplastul frunzei, incluzând pereții celulari ai zonei de transfuzie (fig. 92).

Thomson (1975) a arătat că stratul cuticular este adesea separat de pereții celulelor secretoare, de-a lungul suprafeței externe a glandei (fig. 93), lăsând o cavitate mare, în general electronotransparentă, sau un compartiment colector între celulele secretoare și cuticulă. În plus, au fost evidențiați pori conținând material dens în stratul cuticular de la *Tamarix* (Thomson și Liu, 1967; Shimony și Fahn, 1968).

Deosebit de importantă, în sensul înțelegerii mecanismului de secreție, este observația conform căreia pereții celulelor colectoare sau ai celulelor subbazale nu par să fie cutinizați în nici un punct din apropierea zonei de transfuzie.

O altă trăsătură ultrastructurală a acestor glande de la *Tamarix* este faptul că există plasmodesme în pereții zonei de transfuzie, între celulele secretoare interne

și celulele colectoare. Celulele secretoare sunt, de asemenea, interconectate prin intermediul plasmodesemlor. În unele cazuri apar numeroase protuberanțe de-a lungul pereților celulelor secretoare.

Protuberanțele de la *Tamarix* sunt abundente în celulele secretoare externe, reduse într-o oarecare măsură la cele din mijloc și absente, în principiu, la celulele secretoare interne.

Celulele colectoare sunt, din punct de vedere ultrastructural, foarte asemănătoare cu cele ale mezofilului care le mărginesc. Ele au vacuole mari, care conțin adesea material electronodens, cloroplaste bine dezvoltate și o citoplasmă periferică cu mitocondrii și alte organite. Se presupune că aceste celule au un rol redus în procesul de secreție de vreme ce acestea, împreună cu celulele subbazale, sunt aproape identice cu celulele mezofilului, fiind însă mult diferite de celulele secretoare.

Kleinkopf și Wallace (1974) au realizat un studiu referitor la toleranța la săruri a speciei *Tamarix ramosissima*, studiu din care a rezultat că cea mai mare parte a ionilor de Na transportați către frunze au fost excretați prin intermediul glandelor salifere.

Rezultate similare au fost obținute și în cazul altei specii din familia *Tamaricaceae*, *Reaumuria hirtella*, la care s-a observat că ionii de Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} constituie circa 96–98% din totalul sării secretate de glandele acestei specii. Na^+ și Cl^- , care au constituit principalii ioni din soluția salină în care au fost cultivate plantele, au reprezentat și principalii ioni dintre cei secretați (circa 89%).

Investigațiile lui Fahn (1988) au evidențiat faptul că în partea superioară a glandei de la *Tamarix aphylla* cuticula este traversată de pori (fig. 94). În regiunea superioară a celulelor secretoare există numeroase mitocondrii și plastide. Plastidele sunt electronodense și conțin picături osmofile. Există vezicule interconectate de lamele care formează serii concentrice în regiunea periferică a plastidelor. De-a lungul pereților și protuberanțelor lor există multe vezicule și vacuole mici, care conțin material electronodens. În citoplasmă au fost observate și structuri multiveziculare. Ribozomii și polizomii sunt mai numeroși în celulele secretoare ale plantelor cultivate în soluții concentrate de NaCl, decât în cele cultivate în soluții cu concentrații mai scăzute.

În vârful glandei, deasupra cuticulei, între cuticulă și peretele celular, precum și în pori, a fost evidențiat un material dens, de natură pectică, care formează un sistem continuu de canale între pereții celulari și protuberanțele lor, sistem care pare să fie calea prin care sărurile secretate ies la exteriorul plantei.

Prezența glandelor salifere la speciile de *Tamarix*, și ne referim mai ales la cele de la *T. ramosissima*, prezintă un interes deosebit și din alt punct de vedere decât cel anatomic; astfel, ele au, pe lângă valoarea adaptativă la salinitate, și multe implicații ecologice, interesante și pur pragmatice (economice).



Fig. 91. Porțiune din glanda secretoare de *Tamarix aphylla*, tratată cu 3 % NaCl:
CU – cuticulă; MV – microvacuole; T – zonă de transfuzie; → perete celular
(după Campbell, Thomson și Platt, 1974).

Tamaricaceele cuprind aproximativ 80 de specii, răspândite în Africa subtropicală și Eurasia, ocupând arealele saline și uscate ale deșerturilor, stepelor, țărmurilor nisipoase, văilor râurilor (Gaskin *et al.*, 2004). Este o certitudine că unul din avantajele adaptativ-ecologice ale speciilor de *Tamarix*, în fața altor genuri care ocupă aceleași habitate, este tocmai prezența glandelor salifere.

Totuși, de foarte multă vreme, multe țări se confruntă cu o gravă problemă în ceea ce privește răspândirea îngrijorătoare a speciilor de *Tamarix*, mai ales *T. ramosissima*, care tind să înlocuiască flora autohtonă în anumite areale.

În special S.U.A au o lungă și bogată „tradiție” în acest sens; de exemplu, *T. gallica* a fost introdusă încă din 1877 în Gulf Coast of Texas, de unde s-a răspândit rapid ulterior în alte zone (Crins, 1989). *Tamarix aphylla* este originară din Africa și Orientul Mijlociu, fiind introdusă în California, Nevada, Arizona și Texas (Welsh, 1980).

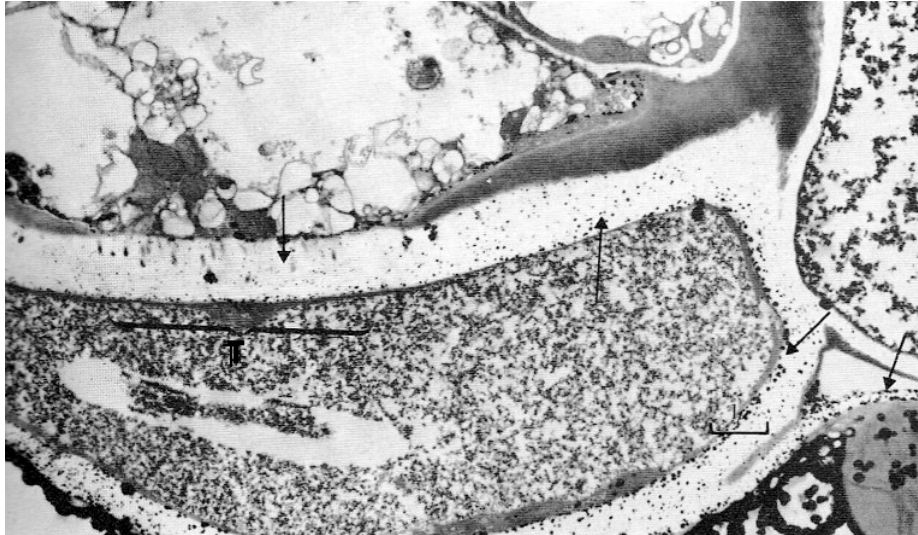


Fig. 92. Porțiune internă a glandei de *Tamarix aphylla*, tratată cu lanthanum și 3 % NaCl:
 → perete celular; T – zonă de transfuzie (după Campbell, Thomson și Platt, 1974).

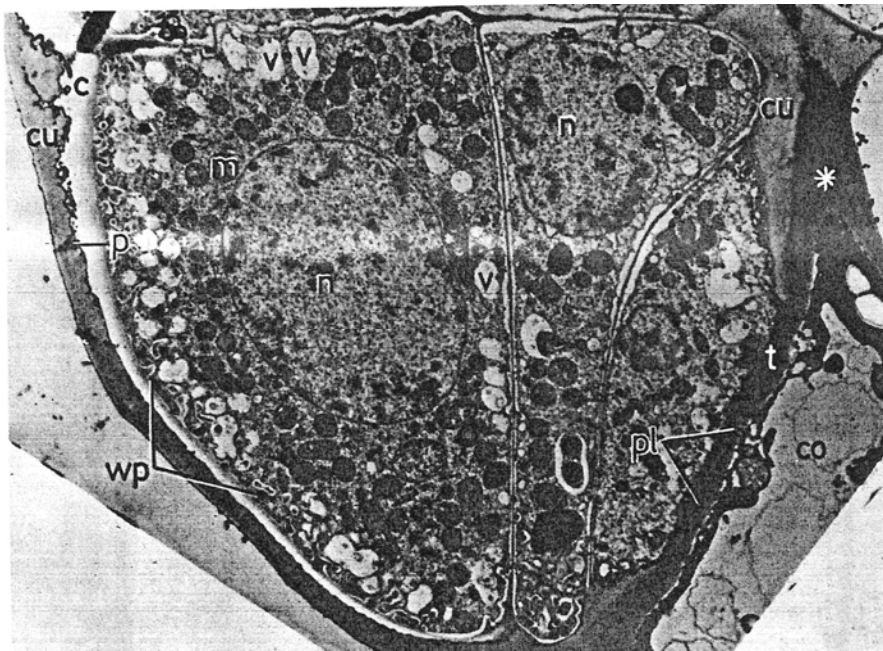


Fig. 93. O porțiune din glanda de *Tamarix aphylla*: co – celulă colectoră;
 c – compartiment colector; cu – cuticulă; m – mitocondrii; n – nucleu; p – por; v – vacuolă;
 wp – protuberanță a peretelui; pl – plasmodesme; t – zonă de transfuzie
 (după Thomson, 1975).

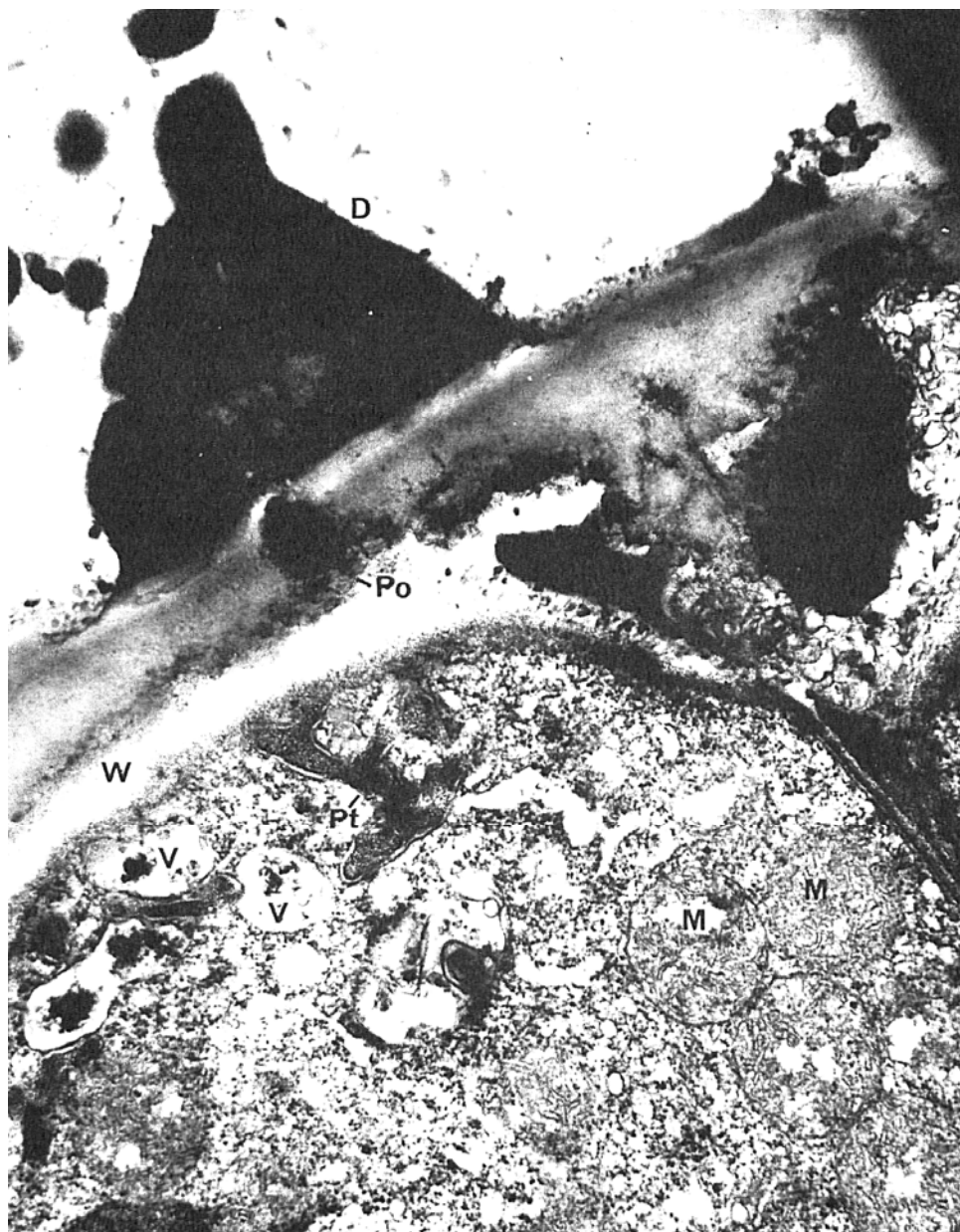


Fig. 94. Partea superioară a glandei de *Tamarix aphylla*: D – material pectic electronodens; M – mitocondrii; Po – por în cuticulă, plin cu material dens; Pt – protuberanțe; V – vezicule; W – perete celular (după Fahn, 1988).

Practic, putem afirma că „dezechilibrul” natural produs de speciile de *Tamarix* se datorează glandelor salifere, dezechilibru care are loc în felul următor: aceste specii folosesc apa freatică sărată și excretă excesul de săruri la exteriorul plantei, săruri care se acumulează la suprafața solului, ceea ce conduce în final la moartea speciilor native, neadaptate la salinitate (Csurhes, 2008).

Vorbim, practic, de un „cerc vicios” din punct de vedere ecologic: sărurile, fie excretate de glande, fie acumulate în frunze care cad toamna, formează un strat salin la suprafața solului, împiedicând germinația semințelor de la alte plante sau excluzând plantele deja existente (De Loach *et al.*, 2000).

S-au realizat multe studii referitoare la toleranța la salinitate a speciei *Tamarix ramosissima* și la modul în care aceasta poate elimina alte specii. De exemplu, specia *Populus fremontii* tinde să fie înlocuită de *Tamarix ramosissima* deoarece prin salinizarea naturală, germinația semințelor aparținând primului taxon este profund afectată (Shafroth, Friedman și Ischinger, 1995).

La această paranteză pe care am făcut-o, s-ar mai impune o precizare interesantă.

Am putea vorbi, practic, în acest caz, de un tip nou, distinct de salinizare a solului, alături de cele două tipuri „tradiționale”:

1. Salinizarea primară sau naturală a solului, numită așa datorită descompunerii în timp a rocilor-mamă, care au eliberat astfel sărurile în delungul proces de formare a solului;
2. Salinizare secundară sau antropogenă, numită așa datorită unor practici umane defectuoase, cum ar fi: irigații neraționale, practici agricole necorespunzătoare;
3. Situația de față am putea s-o numim **fitosalinizare**, adică salinizare produsă de specii de halofite; firește, este tot un tip de salinizare *naturală*, însă diferită de primul tip descris, pentru care denumirea de salinizare *geologică*, să-i spunem, ar fi mai potrivită în acest context. De fapt, ar fi vorba de un caz de *re-salinizare potențială* câtă vreme capacitatea salinizantă a speciilor de *Tamarix* ține de exploatarea particulară a apei sărate care, circulând prin corpul plantei, este eliminată ulterior la exterior. Acest nou tip de clasificare pe care îl propunem noi poate fi extins și integrat într-un sistem mai larg.

Relativ nou este conceptul de *haloconducție* (Yensen și Biel, 2006), care se referă la capacitatea plantei de a conduce apa cu săruri, de la nivelul rizosferei, prin organele ei, până la suprafața organelor aeriene, săruri care ulterior pot fi eliberate, potențial, în aer. Este un concept de care se leagă alte discuții, și anume de cele de fitoremediere a solurilor salinizate. Cazul speciilor de *Tamarix* pare să fie, mai curând, unul „negativ” din acest punct de vedere, deși „recoltarea” plantelor saturate în săruri ar putea fi o soluție.

Tamarix ramosissima ridică însă niște probleme particulare, legate de ecologia ei: ea este o halofită facultativă freatofilă (exploatând, deci, stratul de apă freatică sărată), tolerantă la uscăciune, inundații și controlată dificil prin erbicide. Este o specie care trebuie să se afle în permanență în contactul cu pânza de apă

freatică, însă are o capacitate uriașă de a extrage apa, fiind deci o mare „consumatoare” hidrică. Acest fapt poate determina coborârea stratului de apă până la niveluri aflate sub zona de exploatare a altor specii native. În plus, frunzele (saturate cu săruri) căzute pe sol sunt ușor inflamabile, ceea ce poate produce incendii frecvente, care distrug speciile native, dar nu și pe cele de *Tamarix*.

Facem aceste precizări cu intenția de a sublinia relevanța și implicațiile complexe ale unor structuri histoanatomice, cum sunt, în cazul de față, glandele salifere. Mai putem spune că, în contextul parantezei făcute mai sus, *Tamarix ramosissima* este considerată în SUA o plantă invazivă, deși are un potențial ornamental ridicat. Specia nu este disponibilă legal (!) în Colorado, Nevada, Washington și Wyoming (Gaskin, 2003a), fiind catalogată ca o plantă invazivă (nocivă) (*noxious weed*, orig., *op. cit.*, p. 112).

Myricaria germanica este o altă specie din familia *Tamaricaceae*, la care au fost evidențiate glande salifere (fig. 95) de către Vuillemin (1877); el le-a descris ca fiind formate dintr-o pereche de celule secretoare și una de celule anexe, separate de primele prin pereți oblici, care le izolează de parenchimul frunzei și de epidermă.

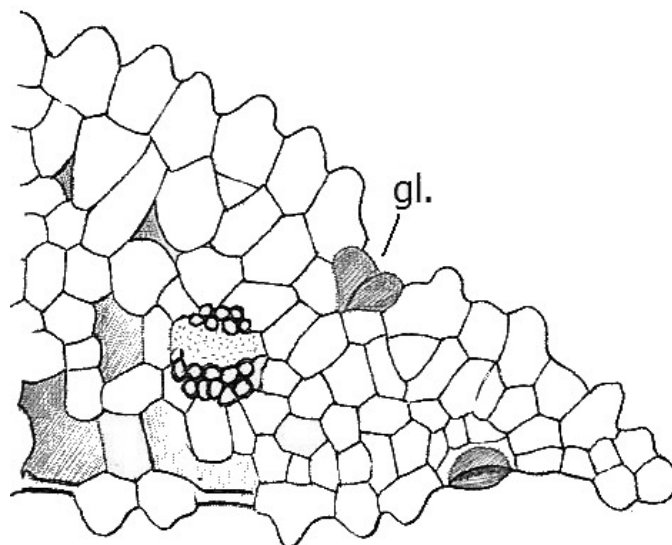


Fig. 95. Secțiune transversală prin limbul foliar de *Myricaria germanica*:
gl. – glandă (după Vuillemin, 1887).

Un alt gen, din aceeași familie, ale căror specii, prezintă glande salifere, este *Reaumuria* (Vesque, 1883; Napp-Zinn, 1974; Ramadan, 1998; Paulsen, 1912).

Paulsen (1912) a descris glandele salifere la speciile *Reaumuria oxiana*, *R. fruticosa* și *R. hirtella* (fig. 96).

La *Reaumuria oxiana*, frunzele au 2–4 cm lungime, fiind liniar-lanceolate; ele sunt cenușii datorită excreției de săruri, care iau aspectul unor mici puncte, deasupra depresiunilor în vârful cărora se găsesc glandele salifere (fig. 97).



Fig. 96. *Reaumuria hirtella*: plantă înflorită; parte a unei ramuri cu o frunză de iarnă și un microblast cu frunze de vară; floare; sepal; petală; stamine (după Zohary și Danin, 1970).

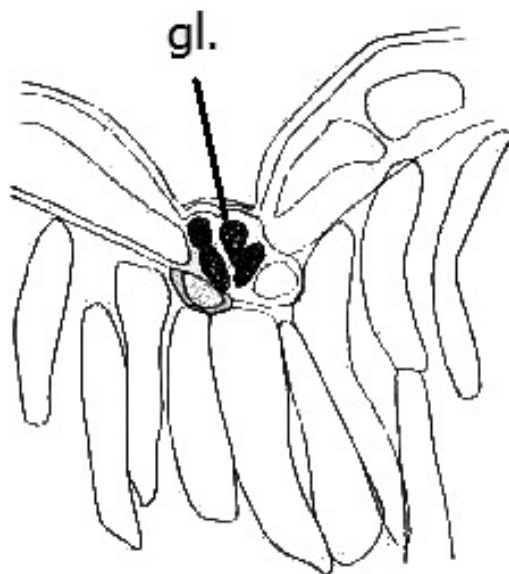


Fig. 97. Glandă saliferă (gl.) la *Reaumuria oxiana* (după Paulsen, 1912).

Volkens (1887) a emis părerea că, în timpul nopții, sărurile secretate de glande absorb apa din atmosferă (rouă), care poate fi astfel utilizată de plantă. Marloth (1887) respinge această ipoteză, argumentând că este imposibil ca glandele să absoarbă apă la suprafața frunzelor fără să absoarbă totodată sărurile. Fitting (citad de Paulsen, 1912) aprecia, din contră, că soluția salină de la suprafața frunzelor absoarbe apa din glandă; mai mult decât atât, Fitting a concluzionat că plantele din deșerturi acumulează săruri în țesuturi până la o concentrație maximă variind cu specia, ceea ce le permite, fiziologic, să-și asigure presiunea osmotică necesară absorbției apei din sol. În plus, conform aceluiași autor, roua ar fi destul de rară în deșerturile din Sahara.

Se pare că glande secretoare apar și în structura frunzei de la alte specii de *Reaumuria*; este o situație interesantă întâlnită în studiul lui Vesque (1883); el descrie structura frunzei de la unele specii din familia *Tamaricaceae*, dar nu folosește nicăieri termenul de *glandă*, ci pe cel de *peri glandulari*. În plus, atunci când se caracterizează anatomic familia *Tamaricaceae*, se face următoarea precizare: „*peri glandulari sesili* (subl. n.) sau *afundați în cavități crateriforme, alcătuiți din două celule colaterale*”.

După părerea noastră, analizând schemele realizate de autor și citările făcute ulterior de alți botaniști, credem că acești *peri glandulari* nu sunt altceva decât glande salifere; Paulsen (1912), care a consultat cu siguranță lucrarea lui Vesque (1883), de vreme ce o citează cu multă siguranță, caracterizează anatomia foliară a speciei *Reaumuria oxiana* în aceeași manieră, afirmând că: „*anatomia frunzei de la*

R. oxiana a fost descrisă pe scurt de Vesque, [...] iar stomatele și glandele salifere (subl. n.) sunt afundate”.

Toate aceste argumente converg către ideea că structurile descrise de Vesque ca peri glandulari nu sunt altceva decât glande salifere. Aceste glande, ca și stomatele, sunt afundate la nivelul epidermei, la *Reaumuria hyrcanica* (fig. 98), *R. persica* (fig. 99) și *R. oxiana* (fig. 100).

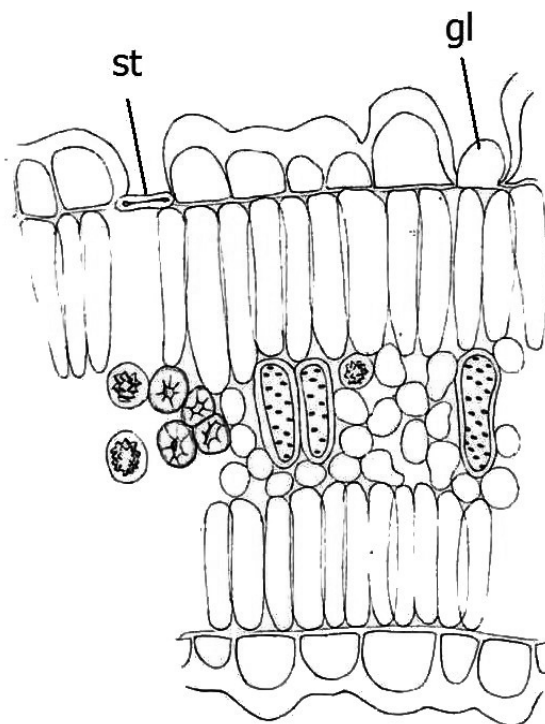


Fig. 98. Secțiune transversală prin frunza de *Reaumuria hyrcanica*:
gl – glandă salină; st. – stomată (după Vesque, 1883).

Napp-Zinn (1974) a studiat glandele salifere de la *Reaumuria hirtella* (fig. 101), structură care seamănă destul de mult cu cea figurată de Paulsen (1912) (vezi figura 97).

La specia *Reaumuria soongorica*, glandele secretă soluții de săruri ce conțin ioni de Na^+ , SO_4^{2-} , K^+ , Mg^{2+} , Cl^- , rata excreției este mai ridicată ziua decât noaptea și mai intensă dimineața decât după-amiaza, fiind afectată deci de temperatură; în toate situațiile, ionii de clor au predominat în soluția secretată (Yang *et al.*, 2004).

La aceeași specie, Liu și colab. (2007) sunt de părere că glandele de pe frunze ar juca rol în toleranța la deshidratare a plantei.

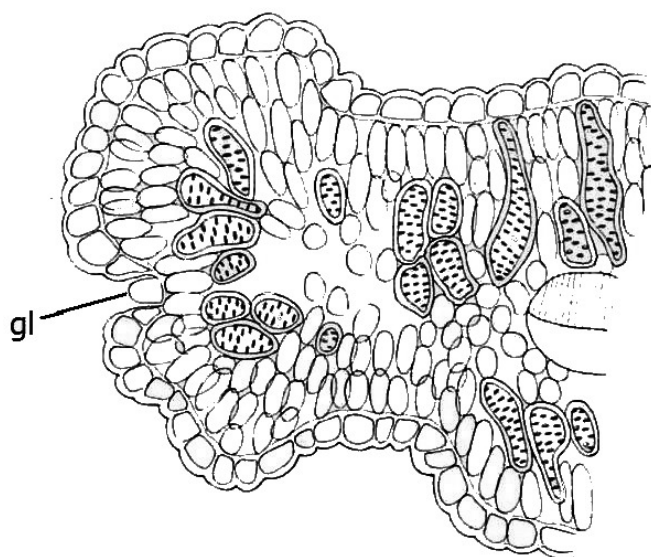


Fig. 99. Secțiune transversală prin frunza de *Reaumuria persica*: gl – glandă (după Vesque, 1883).

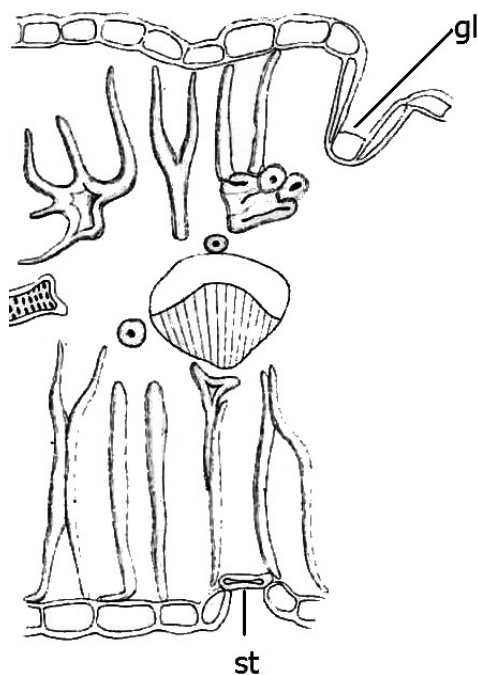


Fig. 100. Secțiune transversală prin frunza de *Reaumuria oxiana*: gl – glandă; st – stomată (după Vesque, 1883).

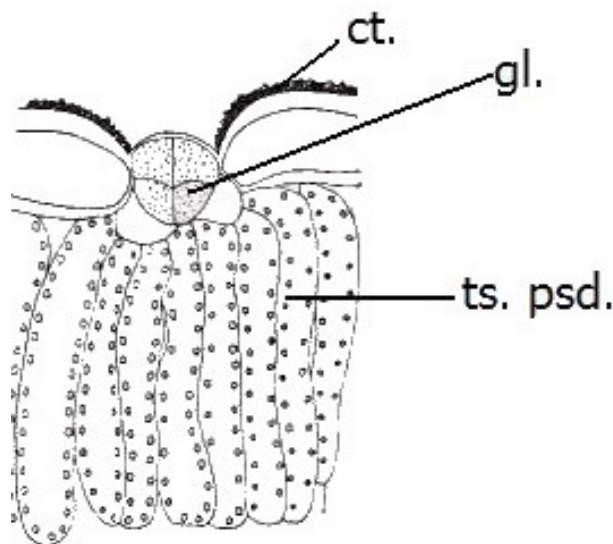


Fig. 101. Secțiune transversală prin frunza de *Reaumuria hirtella*:
ct. – cuticulă; gl – glandă; ts. psd. – țesut palisadic
(după Napp-Zinn, 1974).

3.3. GLANDE SALIFERE LA SPECII ALE GENULUI *FRANKENIA*

Poate că mai puțin studiate decât glandele de la *Limonium* sau *Tamarix* au fost cele de la *Frankenia*. Ele au fost incluse de Thomson (1975) în aceeași categorie, adică în cea a glandelor înconjurate complet de un strat cuticular.

Vuillemin (1887) a precizat că inițiala epidermică ce dă naștere celulelor glandulare suferă o singură diviziune perpendiculară pe suprafața epidermei, și nu două, ca în cazul plumbaginaceelor. Fiecare celulă se divide printr-un perete oblic, rezultând o celulă secretoare și una anexă. Cele două celule secretoare sunt separate de un perete subțire; celulele anexe au pereți mai groși și cu mai multe punctuații decât cele epidermice. Această îngroșare se menține chiar și la peretele oblic, care le separă de celulele glandulare. Celulele anexe se continuă direct cu celulele epidermice, cu a căror structură se aseamănă; ele sunt doar puțin mai drepte și plasate la un nivel puțin mai profund (fig. 102). În secțiune transversală au forma unui triunghi cu marginile convexe; la cele două capete, celulele se aplică larg una pe cealaltă, dar la mijloc nu sunt în contact decât prin partea lor bazală (fig. 103).

În porțiunea mediană și profundă a glandei, unde celulele anexe se afundă ca un con între celulele anexe, pereții îngroșați ai acestora din urmă se reunesc la bază și acoperă acest punct slab, făcându-l impermeabil.

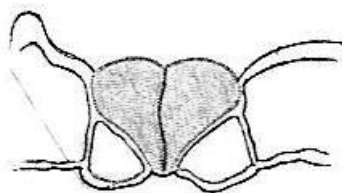


Fig. 102. *Frankenia ericifolia*: secțiune transversală prin glandă (după Vuillemin, 1877).

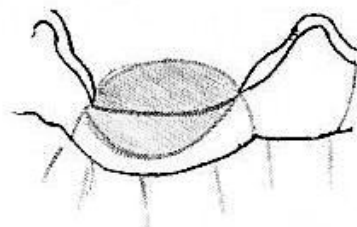


Fig. 103. *Frankenia laevis*: secțiune longitudinală prin glandă (după Vuillemin, 1877).

Văzute de față, aceste glande seamănă foarte mult cu niște stomate (fig. 104, 105). Se deosebesc însă de acestea prin celule anexe mai bine conturate și prin dimensiunile mai mari ale celulelor glandulare în comparație cu cele stomatice.

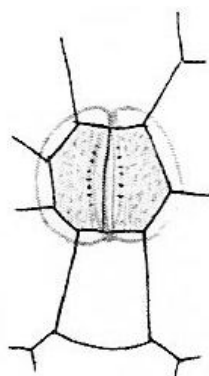


Fig. 104. *Frankenia capitata*: glandă văzută de sus (după Vuillemin, 1877).

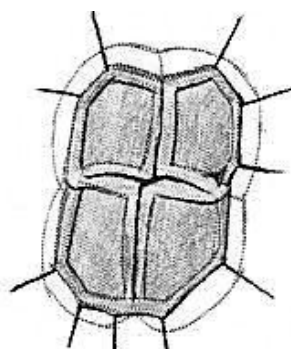


Fig. 105. *Frankenia floribunda*: glandă văzută de sus (după Vuillemin, 1877).

La *Frankenia floribunda* există o anomalie, în sensul că două glande au concrescut prin una din extremitățile lor, în așa fel încât deschiderile lor au fost plasate una lângă alta. Linia de sudură s-a îngroșat și a căpătat organizarea celei care unește baza celulelor anexe obișnuite.

Glandele se găsesc răspândite în regiunile unde se dezvoltă țesutul palisadic, în vreme ce stomatele se află în dreptul țesutului lacunos.

Solereder (1899, 1908) a considerat glandele epidermice de la reprezentanții familiei *Frankeniaceae* drept o caracteristică structurală foarte importantă. Aceste structuri se găsesc nu numai la *Frankenia*, ci și la *Beatsonia* și *Niederleinia*; ele se aseamănă cu glandele de la *Tamaricaceae* și *Plumbaginaceae*; acestea nu apar sub forma unor proiecții, ci aproximativ în planul epidermei, ca la *Frankenia*, sau în vârful unei foarte puțin adânci depresiuni, ca la *Niederleinia*.

În urma investigațiilor făcute de la *Frankenia thymifolia*, *F. pulverulenta*, *Beatsonia portulacifolia*, Solereder a constatat că glandele sunt formate din 6 celule, care par să provină din diviziunea unei singure celule epidermice. Aceasta se divide mai întâi printr-un perete vertical în două celule-fiice; fiecare dintre acestea se va divide la rândul ei în două celule, printr-un perete oblic, îndreptat către linia bazală a peretelui obișnuit de diviziune. Fiecare din aceste două celule superioare se divide, la rândul ei, printr-un perete oblic asemănător, așa încât complexul glandular constă din 4 celule secretoare și o pereche de celule „accesorii” (fig. 106). În secțiune superficială nu se vede decât o pereche de celule (fig. 106a). Uneori, glandele se găsesc în număr foarte mare, ca la *F. floribunda*; acestea secretă un amestec de săruri carea au parțial capacitate higroscopică și care acoperă părțile vegetative ale plantei; în acest fel, adaptarea plantei poate fi corelată cu habitatele aride și sărate în care vegetează aceste specii.

Chermezon (1910), în studiul său referitor la anatomia plantelor litorale, a investigat și unii taxoni din familia *Frankeniaceae* la care a evidențiat glande: *Frankenia laevis*, *F. intermedia* și *F. pulverulenta*.

La *F. laevis*, epiderma superioară a limbului prezintă numeroase glande (fig. 107), apropiate ca structură de cele de la *Tamaricaceae* și *Plumbaginaceae*. Chermezon confirmă structura cu șase celule, propusă de Solereder (1908), și nu cu patru celule, cum au sugerat Vuillemin (1887) și Volkens (1887). La *F. laevis*, corelate cu prezența acestor glande la fața superioară a frunzei, mai sunt și alte trăsături anatomice cu valoare ecologică: la fața inferioară a frunzei, stomatele sunt ușor afundate sub nivelul epidermei, pereții celulelor stomatice fiind îngroșați; în plus, stomatele sunt protejate de peri tectori.

F. pulverulenta prezintă frunzele acoperite de eflorescențe saline higroscopice, care le dau o culoare albă; se pare că la această specie glandele au o activitate de excreție mai intensă.

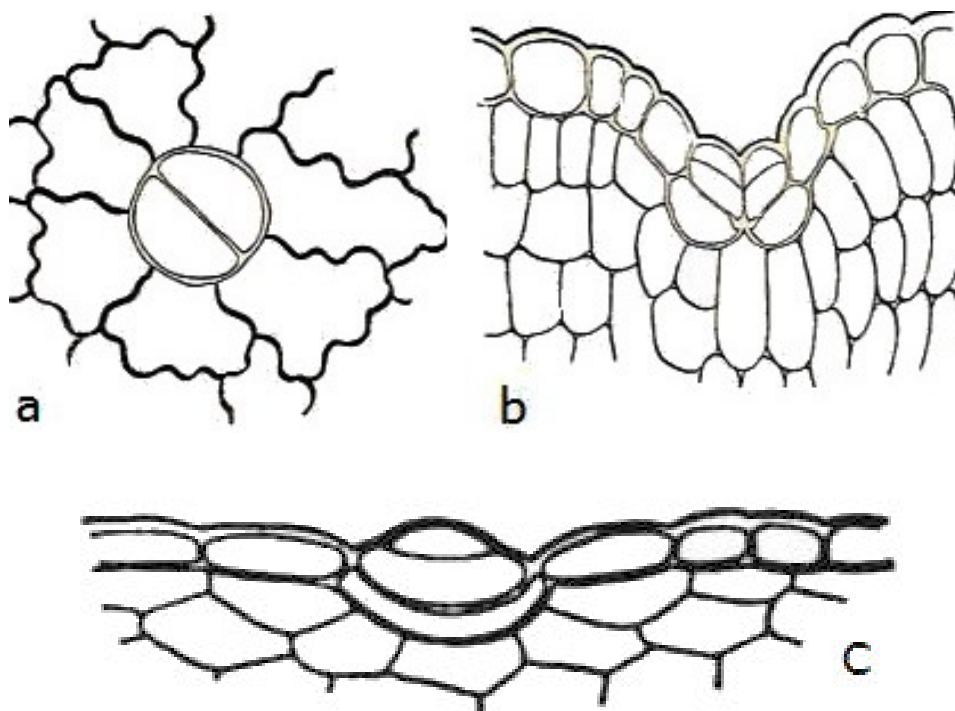


Fig. 106. Glande salifere la *Frankenia pulverulenta*:
a – vedere de față; b, c – secțiuni transversale (după Solereder, 1908).

Paulsen (1912) a evidențiat glande salifere, precum și stomate, localizate pe ambele epiderme ale limbului foliar de la *Frankenia hirsuta* (fig. 108).

Specia *Frankenia reuteri* a fost investigată de Urcelay (1923), la care a identificat glande secretoare (fig. 109) de săruri (*glandulas secretoras de carbonato de cal*), considerate analoage celor întâlnite la reprezentanții familiei *Plumbaginaceae*. Această specie halofilă, tratată alături de multe altele, este analizată în scopul punerii în evidență a adaptărilor menite să reducă transpirația.

Pyykkö (1966) a evidențiat glande secretoare de săruri, localizate la nivelul epidermei superioare a limbului foliar, la *Frankenia patagonica* și la *Niederleinia microphylla* var. *juniperina* (syn. *F. juniperoides*), localizate la nivelul unor depresiuni ale epidermei superioare.

Glandele de la *Frankenia grandifolia* (fig. 110) au fost investigate de Campbell și Thomson (1976), la plante crescute atât în condiții normale, cât și sub influența unor tratamente cu NaCl. Aceste glande sunt formate dintr-un complex bilateral de 6 celule secretoare (fig. 111). Întregul complex de celule este învelit aproape în totalitate de cuticulă. Numai o parte de la periferia glandei, lipsită de cuticulă, reprezintă o porțiune a peretelui dintre fiecare celulă secretoare internă și celulele vecine ale mezofilului, ceea ce formează, după cum am mai arătat, zona de

transfuzie; la specia menționată, această zonă are multe plasmodesme, deși par să fie mai puțin abundente decât la *Tamarix* (Thomson și Liu, 1967). Cel mai caracteristic aspect al zonei de transfuzie de la această specie este apariția protuberanțelor.

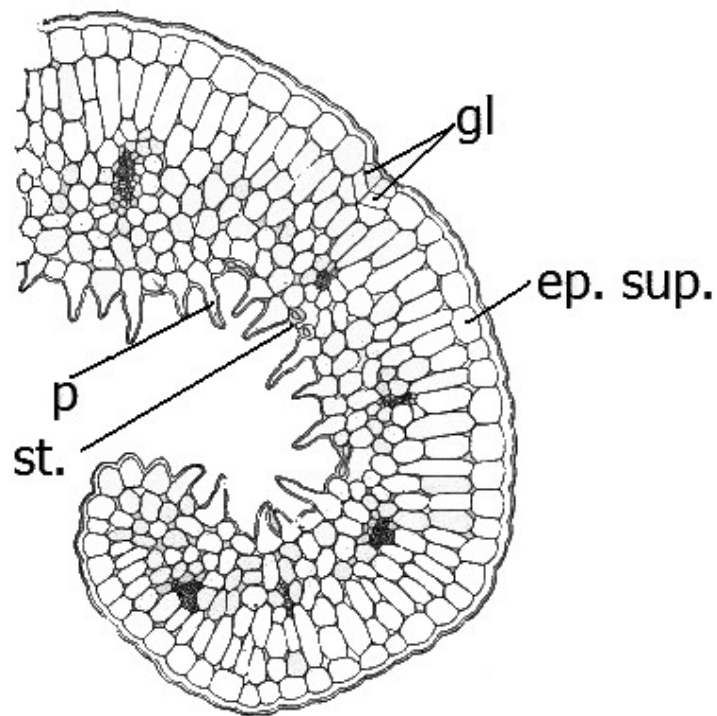


Fig. 107. *Frankenia laevis*. Secțiune transversală prin limbul foliar: ep. sup. – epidermă superioară; gl. – glandă; p. p. tectori; st. – stomată (după Chermezon, 1910).

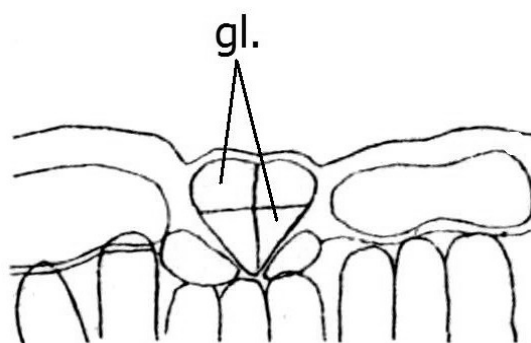


Fig. 108. Glande salifere (gl) din structura limbului foliar de la *Frankenia hirsuta* (după Paulsen, 1912).

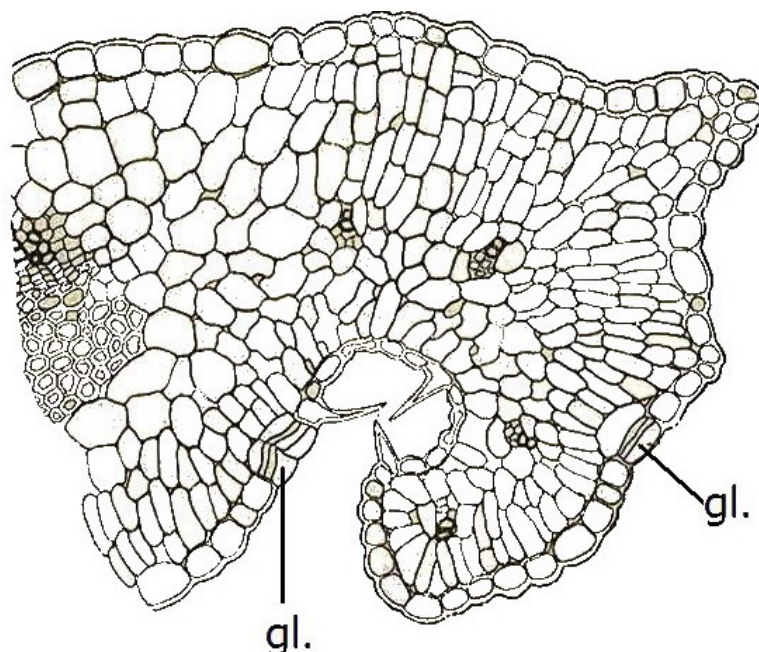


Fig. 109. Glande secretoare de săruri (gl.), la frunza de *Frankenia reuteri* (după Urcelay, 1923).

Mitocondriile sunt numeroase, mari, cu multe criste. Acestea par să fie mai abundente în celulele de mijloc și externe decât în cele interne, fapt consemnat și la *Tamarix* (Thomson și Liu, 1967; Shimony și Fahn, 1968). Citoplasma conține multe elemente aparținând reticulului endoplasmic rugos și ribozomi, atât izolați cât și sub formă de polizomi. S-au observat și dictiozomi, dar numărul lor este relativ mic. Au fost evidențiate proplastide, dar nu și cloroplaste mature. Structurile vacuolare întâlnite sunt de două tipuri: unele electronotransparente și altele conținând o masă electronodensă, deși nu la toate glandele analizate.

Un alt studiu (Balsamo și Thomson, 1993) a evidențiat, la aceeași specie, numeroase microvacuole, localizate la periferia celulelor secretoare, unele în contact aparent cu plasmalema. De (2000) afirma că la *Frankenia grandifolia*, volumul vacuolar poate atinge 29 % din volumul celular total.

Campbell și Thomson (1976) au observat că pereții anticlini ai celulelor secretoare prezintă protuberanțe la fel ca și cei periclini; aceștia din urmă sunt destul de subțiri, în comparație cu cei aniclini, deși pot prezenta protuberanțe. Nucleul celulelor secretoare este mare.

O trăsătură neobișnuită a celulelor secretoare interne este absența pereților anticlini. Marginile laterale ale acestor celule sunt flancate de o structură extracelulară cuticuliformă în aparență.



Fig. 110. *Frankenia grandifolia* (după Abrams, 1944).

O structură asemănătoare a fost pusă în evidență și la *Tamarix*, fiind numită „interfacial apparatus” (Thomson și Liu, 1967; Shimony și Fahn, 1968).

La *Frankenia*, această structură este mai elaborată, având mai multe straturi de benzi electronodense, care merg paralel cu plasmalema celulelor secretoare. Plasmalema celulelor secretoare interne este strâns asociată cu „interfacial apparatus”.

Autorii citați mai sus au supus plantele unui tratament cu soluție de NaCl 3%, timp de 4, 15 și 36 de ore, înregistrând modificări ultrastructurale caracteristice. Astfel, după 4 ore de la tratament s-a observat o mărire a cantității de reticul endoplasmic la celulele secretoare mijlocii și externe. Elementele reticulului endoplasmic au o dispoziție în șiruri paralele pericline (fig. 112). „Interfacial apparatus” manifestă invaginații mari ale plasmalemei.

După 15 ore de la tratament, reticulul endoplasmic se dilată și apar microvezicule mult mai mici decât la martor, care sunt dispersate în citoplasmă (fig. 113); unele dintre acestea sunt asociate strâns cu reticulul endoplasmic, în timp ce altele sunt localizate lângă plasmalemă. De asemenea, celulele secretoare interne capătă un aspect veziculiform, mai ales în apropiere de zona de transfuzie, unde microveziculele sunt intim asociate cu plasmalema.

După 36 de ore de la tratament, celulele secretoare manifestă același grad de microveziculare ca și în cazul tratamentului cu 15 ore. Elementele Reticulul endoplasmic rugos este dilatat și mai puțin abundent.

Aceste observații sunt deosebit de interesante și de utile, deoarece succesiunea modificărilor apărute permite descrierea unui ciclu ipotetic al secreției sărurilor.

Pe scurt, fără a intra în detalii, s-au propus următoarele faze:

1. faza pasivă;
2. faza inductivă – mărire a reticulului endoplasmic;
3. faza de secreție – reticulul endoplasmic se dilată și se vacuolizează;
4. faza de recuperare – formarea lizozomilor.

După cum am afirmat de multe ori până acum, glandele de la *Frankenia* sunt de tipul celor „înglobate” într-un strat cuticular; se pare că materialul încrustat în cuticulă (de cele mai multe ori de natură hidrofobică) are un rol fiziologic foarte important în prevenirea reîntoarcerii materialului salin care circulă în pereții celulelor secretoare. De pildă, studiul lui Olesen (1979) referitor la anvelopa cuticulară a glandelor de la *Frankenia pauciflora* a evidențiat următoarele aspecte: în toate cele cinci stadii de dezvoltare a glandei au fost observate depuneri cuticulare de material hidrofobic (suberină și/sau cutină); în jurul fiecărei zone de transfuzie a fost localizat, în anvelopa cuticulară, o structură inelar-lamelară; în

jurul fiecărei structuri inelare se găsesc lamele de 3,5 nm asociate cu plasmalema; sub structura inelară, anvelopa cuticulară este împărțită într-o zonă externă fibrilară și una internă amorfă; materialul dens pare să se acumuleze în zona de transfuzie.

Structura de acest tip și modul de funcționare a glandei i-a determinat pe unii cercetători să compare acest strat încrustat cu material macromolecular hidrofobic, cu benzile caspariene din endoderma rădăcinii.

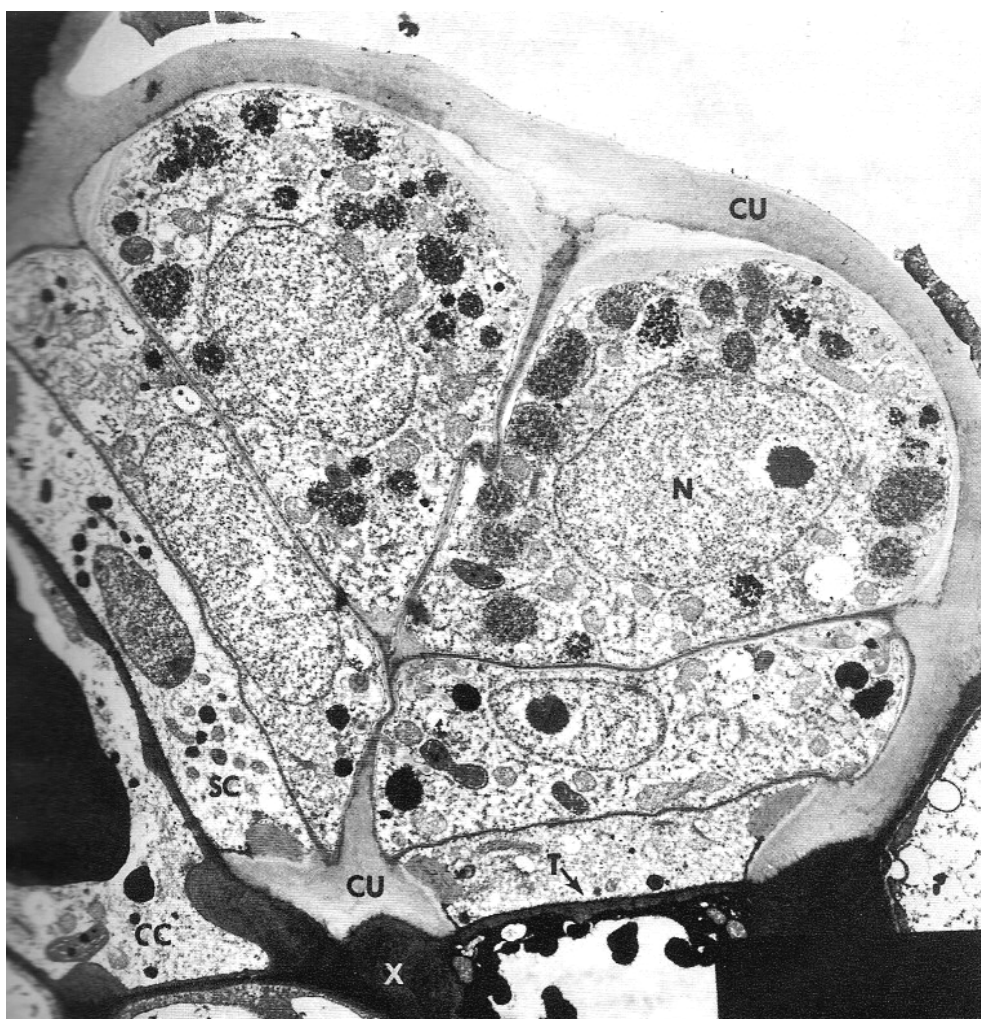


Fig. 111. Ultrastructura glandei de *Frankenia grandifolia*: cu – cuticulă; cc – celulă colectoare; T – zonă de transfuzie; sc – celulă secretoare; N – nucleu; X – lărgire a peretelui (după Campbell și Thomson, 1976).

Schnepf (1974, cit. de Olesen, 1979) a sugerat chiar că anvelopa cuticulară ar mai avea un rol important și în blocarea ieșirii apei la exterior, reducând astfel pierderea ei pe calea transpirației, prin intermediul acestor glande.

Glanda de la *Frankenia pauciflora* are, de asemenea, o structură formată din 6 celule (fig. 114) (Adam, 1990). Glandele excretă o soluție de săruri la exteriorul frunzei; prin evaporare, rămân cristale de săruri, vizibile cu ochiul liber, care pot fi îndepărtate de apa de ploaie.

O specie de *Frankenia* care vegetează în deșerturi, deci o xerohalofită, și anume *F. palmeri* (fig. 115), prezintă și ea glande secretoare de săruri (fig. 116) (Gibson, 1996), formate din șase celule secretoare, „superioare” și două celule sub-bazale, colectoare, puternic vacuolizate. Compartimentul colector se formează între celulele secretoare și stratul cuticular extern, de unde sarea trece la exterior prin pori. În plus, ca o adaptare tot la mediul deșertic, frunzele de la *Frankenia* sunt hipostomatice, adaptare în sensul reducerii pierderii de apă prin transpirație.

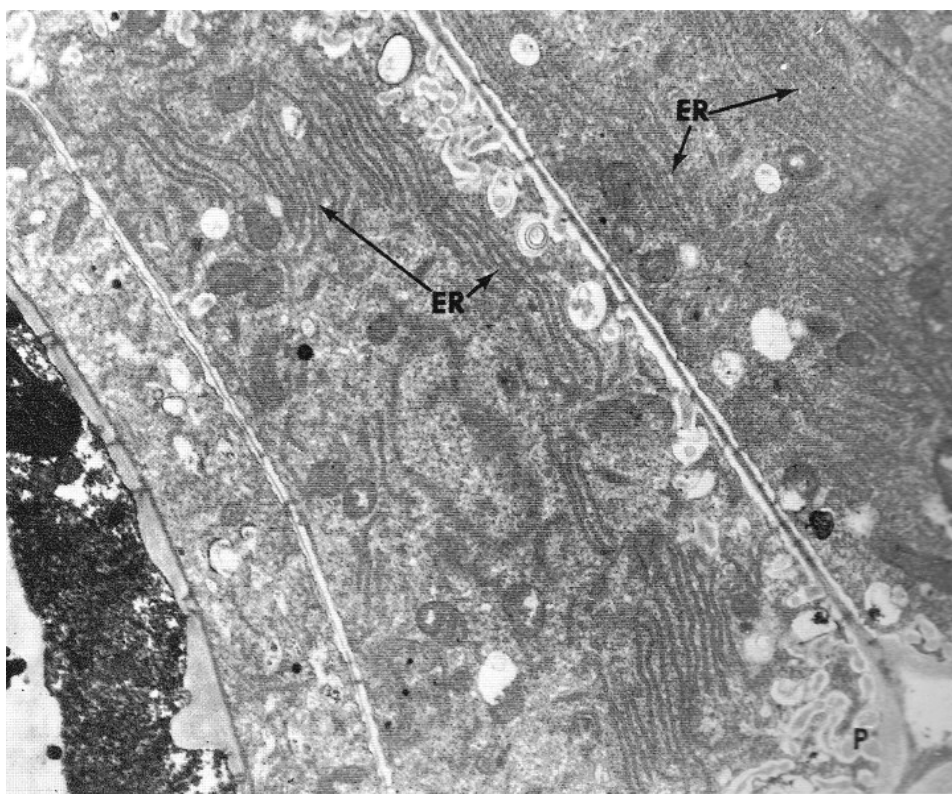


Fig. 112. Glandă de *Frankenia grandifolia*: ER – reticul endoplasmic, după tratament cu NaCl 3% (după Campbell și Thomson, 1976).

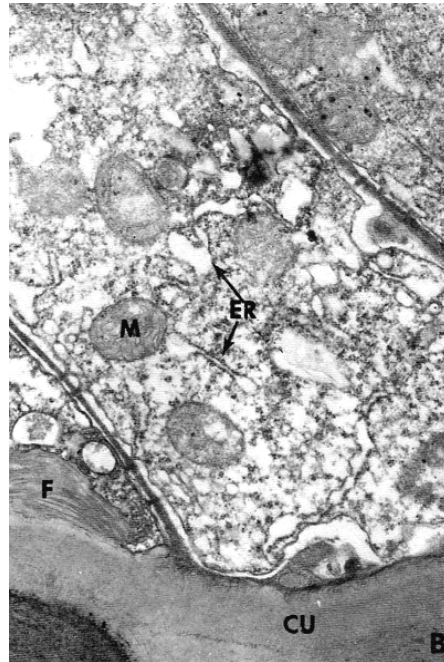


Fig. 113. Glandă de *Frankenia grandifolia*: F – „interfacial apparatus”; cu – cuticulă; M – mitocondrii; ER – reticul endoplasmic (după Campbell și Thomson, 1976).

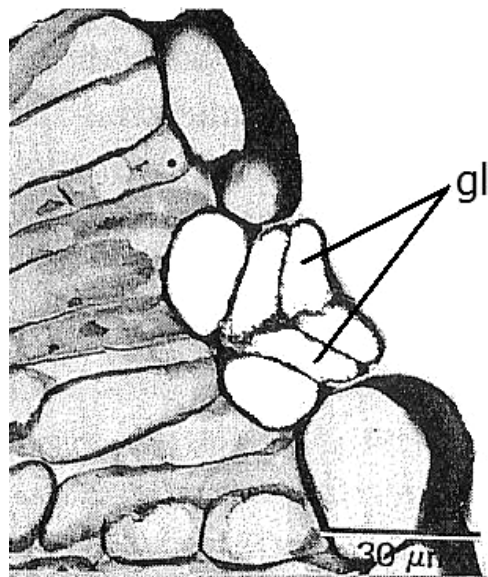


Fig. 114. Secțiune transversală prin limbul frunzei de *Frankenia pauciflora*: gl. – glandă (după Adam, 1990).

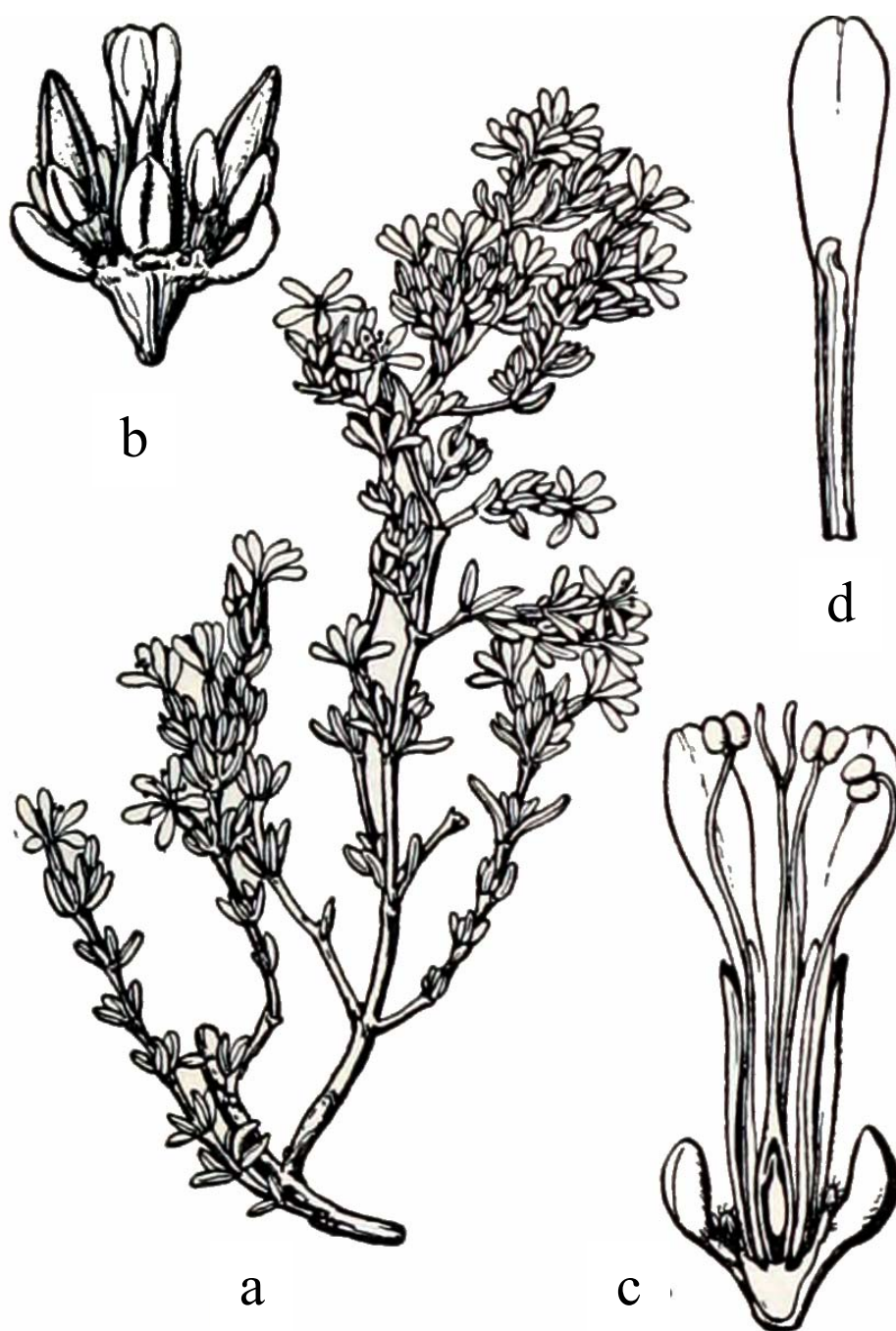


Fig. 115. *Frankenia palmeri*: a – ramură floriferă; b – involucre cu flori; c – floare în secțiune longitudinală; d – petală (după Jepson, 1936).

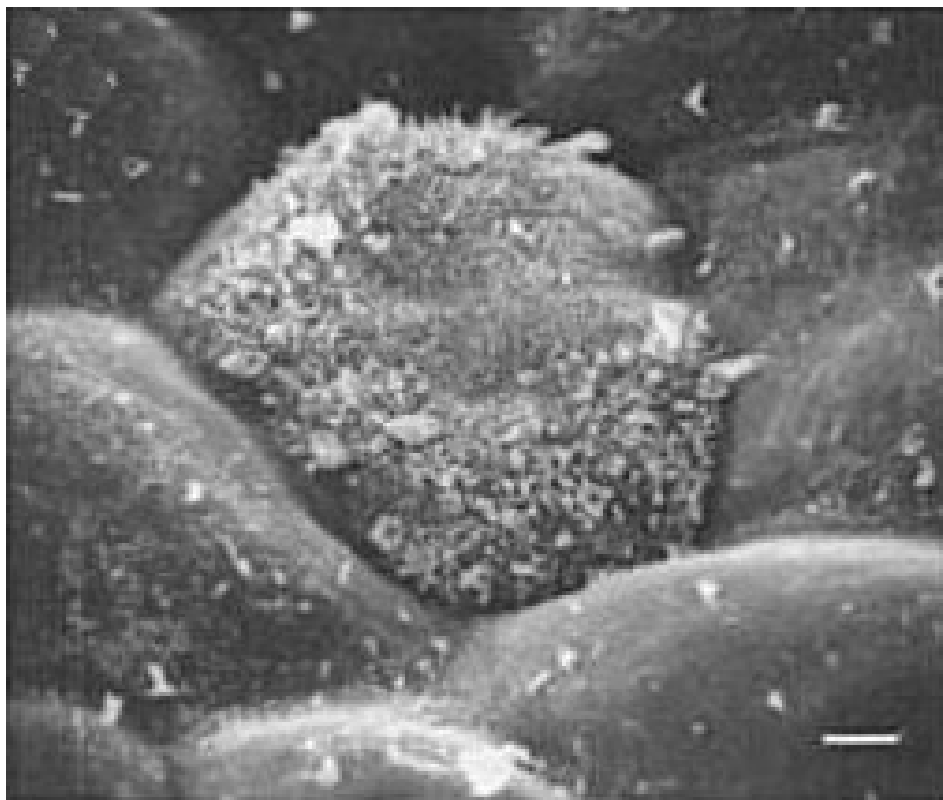


Fig. 116. Glandă secretoare, de *Frankenia palmeri* (după Gibson, 1996).

3.4. GLANDE SALIFERE LA SPECII DE MANGROVE

Mangrovele reprezintă ecosisteme cu totul speciale, care ocupă coastele țărmurilor marine, tropicale și subtropicale.

Strategiile adaptative generale ale plantelor de mangrove au fost trecute în revistă de foarte mulți autori (Pora, 1969¹⁰; Blasco, 1991; Tomlinson, 1995; Packham, Willis, 1997; Dawes, 1998; Lal, 2002; Saenger, 2002; Lüttge, 2002; Hogarth, 2007; Lüttge, 2008).

Printre aceste strategii adaptative se numără și **glandele secretoare de săruri**, care se constituie într-un mecanism major ce permite acestor specii să facă față unor concentrații și variații ridicate de salinitate.

¹⁰ Din ceea cunoaștem, se pare că este singura lucrare originală a unui autor român, referitoare la mangrove, rezultată în urma unor călătorii efectuate în zone cu astfel de păduri; o scurtă, dar excelentă sursă de informații cu privire la aceste ecosisteme, a căror productivitate este considerată a fi cea mai ridicată de pe Terra.

Se cunoaște faptul că plantele din aceste păduri dispun în acest sens de strategii generale multiple (Blasco, 1991; Feller și Sitnik, 1996):

Strategii de evitare a sării:

1. eliminarea sării de către rădăcinile plantei;
2. secreția sărurilor prin glandele salifere ale frunzelor;
3. diluția sărurilor prin mărirea conținutului de apă (suculență);
4. îndepărtarea organelor saturate în săruri.

Strategii de tolerare a sării:

1. compartimentarea sărurilor în vacuole – îndepărtarea ionilor toxici din anumite regiuni metabolice active ale celulei;
2. sinteza substanțelor organice „compatibile” (*osmolytes*) pentru a echilibra balanța ionilor minerali în vacuole.

Modificări structurale ca răspuns la mediul salin:

1. stomate pe fața inferioară a frunzelor – micșorarea pierderilor de apă din plantă;
2. cuticulă îngroșată la suprafața epidermei – micșorarea pierderilor de apă din plantă;
3. glande salifere pe suprafața frunzei.

Din punct de vedere morfo-anatomic, mangrovele prezintă următoarele adaptări la mediul lor de viață (Warming, 1909):

1. arborii prezintă adaptări mecanice pentru fixarea în substratul mâlos, care poate lipsi chiar;
2. rădăcini aeriene, respiratorii (pneumatofori), care asigură necesarul de oxigen părților supuse inundației;
3. germinație particulară și „viviparitate”;
4. semințele și plantulele pot rezista în apă sărată și au adaptări pentru răspândirea pe distanțe foarte mari;
5. caractere xerofitice și halofitice ale frunzelor.

Poate că dintre toate structurile secretoare întâlnite la halofite, nici unele nu au fost mai intens studiate decât cele ale plantelor de mangrove; interesul foarte ridicat credem că se datorează în primul rând „fascinației” pe care aceste ecosisteme, cu totul aparte, a generat-o de-a lungul timpului. Fiind specii aflate sub influența multilor factori de mediu (salinitate, inundare la flux, anoxie/hipoxie, răspândire particulară „viviparitate”), era firesc ca mecanismele lor reglatoare, adaptative să rețină atenția în modul cel mai consistent.

Structurile secretoare au fost luate în discuție, la modul general, de numeroși cercetători: Waisel (1972), Fahn (1988), Tomlinson (1995), Dawes (1998), Kathiresan și Bingham (2001), Balasubramanian și Khan (2002), Lüttge (2002), Hogarth (2007), Koyro și Lieth (2008) însă marea majoritate a literaturii de specialitate se referă la glandele de la reprezentanți din *Avicenniaceae*: Wilie (1883), van Tieghem (1898), van der Brink (1921), Mullan (1931), Baylis (1940–1941), Shimony, Fahn și Reinhold (1973), Fahn și Shimony (1977), Drennan și Berjak (1982), Drennan și Pammenter (1982), Carpenter (1983), Drennan *et al.* (1987), Ish-Shalom-Gordon și Dubinsky (1990), Smith *et al.* (1989), Fitzgerald și

Allaway (1991), Fitzgerald, Orlovich și Allaway (1992), Deschida, Platt-Aloia și Thomson (1992), Das (2002), Nandy (Datta), Das și Ghose (2005), Griffiths, Rotjan și Ellmore (2008).

Vom trece mai întâi în revistă cercetările legate de structura acestor glande, iar mai apoi, pe scurt, pe cele care tratează ultrastructura acestora.

Baylis (1940–1941) a realizat un studiu anatomic la frunza de la *Avicennia officinalis*, prezentă în flora Noii Zeelande. Trebuie spus că, de regulă, speciile de mangrove prezintă atât peri non-glandulari, cât și peri pluricelulari glandulari (glande).¹¹ Glandele sunt localizate pe ambele fețe ale limbului foliar. Pe fața superioară sunt mai puțin numeroase ($4\text{--}10/\text{mm}^2$), apărând izolat la baza unor invaginații ale epidermei (fig. 117).

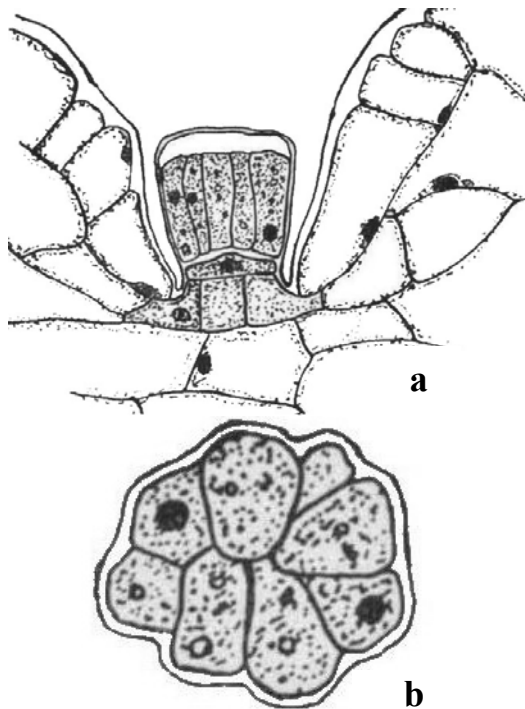


Fig. 117. Glandă saliferă de pe fața superioară a limbului foliar de *Avicennia officinalis*:
a – secțiune transversală prin limb; b – secțiune transversală prin capul glandei
(după Baylis, 1940–1941).

¹¹ Mulți cercetători străini folosesc termenul de peri pluricelulari glandulari la specii de mangrove, referindu-se de fapt la glande secretoare; aceștia trebuie deci diferențiați de cei non-glandulari. Cu toate acestea, uneori, chiar în cadrul aceluiași articol pe care l-am consultat, există adesea o inconsecvență în folosirea termenilor, de fapt o alternare succesivă a celui de păr glandular și, respectiv, a celui de glandă.

Capul (vârful) glandei este format din 8 celule columnare scurte, iar pedicelul (piciorul) este format dintr-o singură celulă discoidală; aceasta din urmă se sprijină pe 8 celule epidermice mici, modificate. La fața inferioară, glandele sunt relativ numeroase ($72\text{--}96/\text{mm}^2$), diferind de cele de la fața superioară prin faptul că nu mai sunt afundate, fiind formate dintr-un cap tetracelular și având o singură celulă epidermică, mare, la bază (fig. 118).

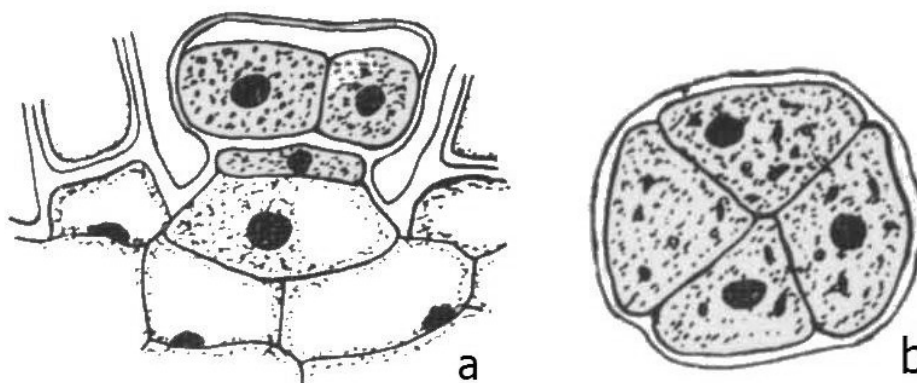


Fig. 118. Glandă de pe fața inferioară a limbului foliar de la *Avicennia officinalis*:
a – secțiune transversală prin limb; b – secțiune transversală prin capul glandei
(după Baylis, 1940–1941).

Acești peri glandulari sunt mult mai scurți decât cei non-glandulari. Glandele sunt mai puțin numeroase la fața inferioară a frunzei, fiind evident că cele noi se formează în mod continuu, pe măsură ce frunza se extinde. La fața superioară ele sunt atât de abundente, încât aproape că se ating; este evident că toate glandele prezente la acest nivel se formează devreme în dezvoltarea frunzei. La început ele au o localizare superficială, dar, odată cu extinderea limbului sunt izolate și devin afundate, câtă vreme doar 5 straturi ale țesutului acvifer se dezvoltă sub glande, în vreme ce în alte regiuni, sunt 7 sau 8 (fig. 119).

Peri glandulari (glande) sunt localizați și la nivelul unor depresiuni de la baza pețiolului (fig. 120).

Perii non-glandulari (protectori) sunt trichelari: o celulă superioară, veziculiformă, una picior și o celulă bazală (fig. 121, 122). Acești peri acoperă glandele și stomatele. Semnificația ecologică a acestor peri ar putea fi legată de protejarea glandelor și stomatelor, mai ales că aerul reținut între peri, atunci când planta este inundată, ar fi înlocuit înainte ca apa să ajungă la stomate și să pătrundă astfel în corpul ei. Stomatele sunt însoțite de două celule anexe, dispuse transversal față de ostiolă (fig. 123).

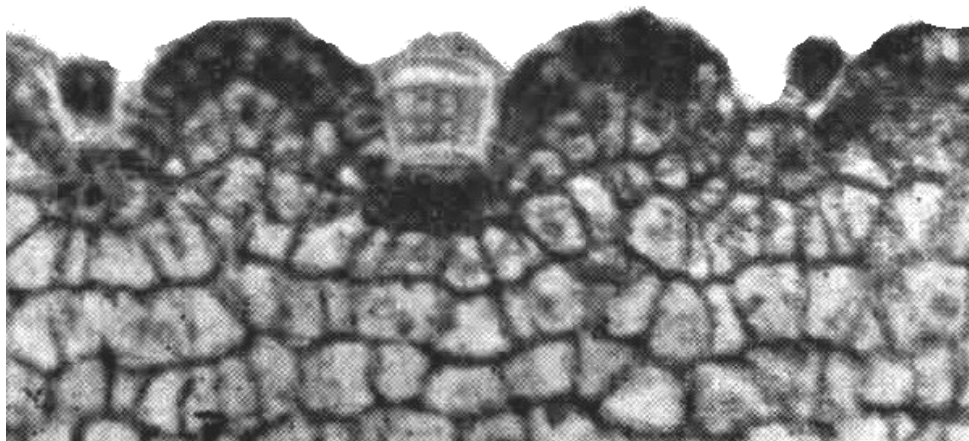


Fig. 119. Glande salifere de la *Avicennia officinalis*, care devin din ce în ce mai afundate sub nivelul epidermei (după Baylis, 1940–1941).

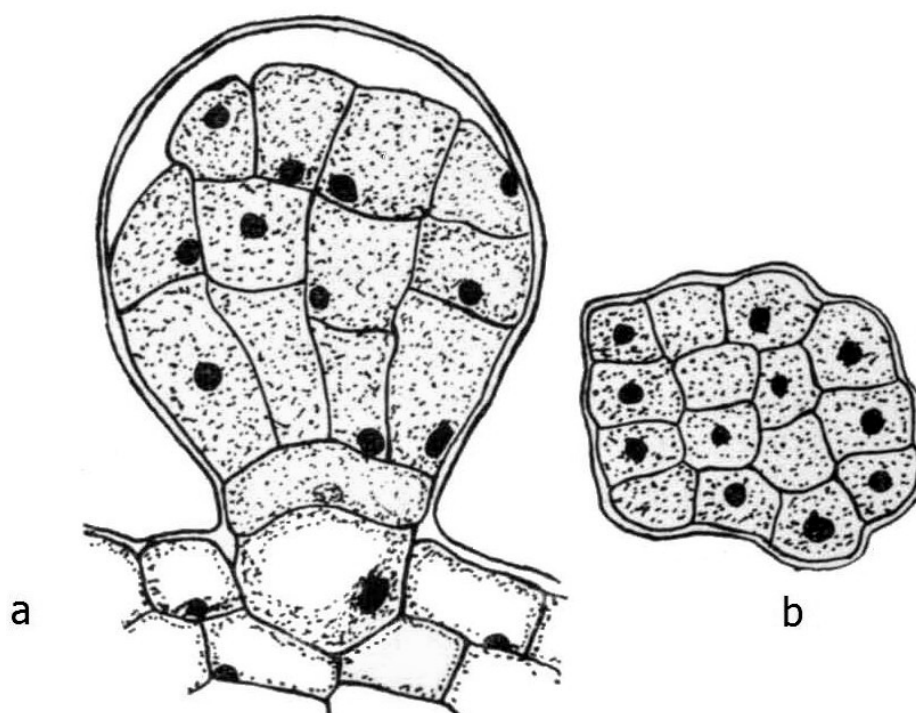


Fig. 120. Glande salifere de la *Avicennia officinalis*, localizate la baza pețiolului:
a – secțiune transversală; b – secțiune transversală prin capul glandei
(după Baylis, 1940–1941).

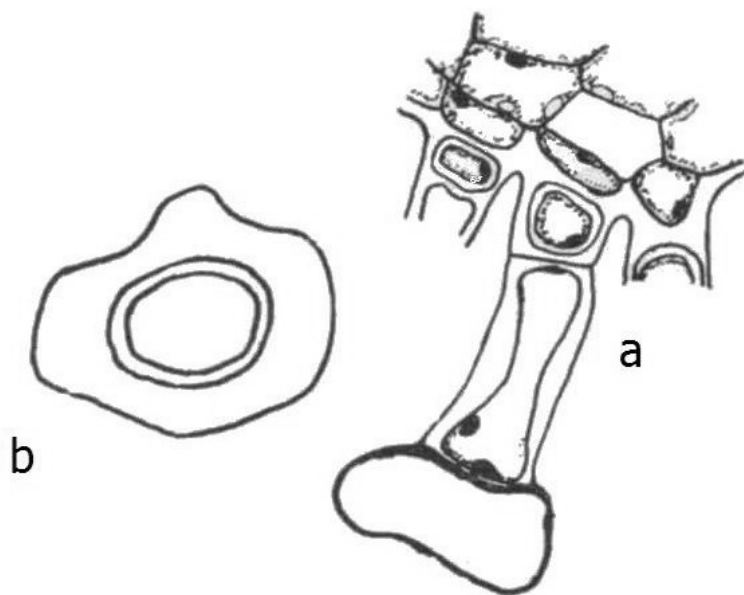


Fig. 121. Peri non-glandulari de la fața inferioară a limbului foliar matur de *Avicennia officinalis*:
a – secțiune transversală; b – celulă distală, văzută de față
(după Baylis, 1940–1941).

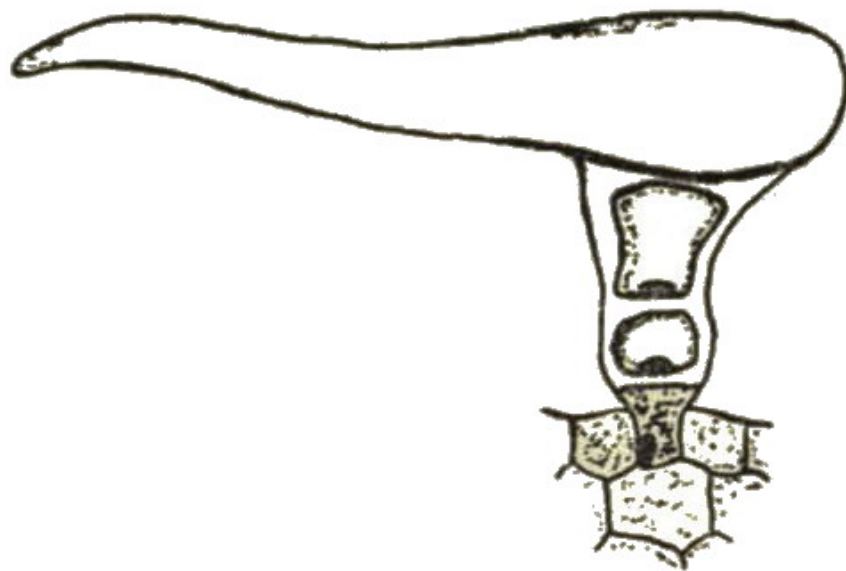


Fig. 122. Peri non-glandulari de la fața inferioară a limbului foliar tânăr de *Avicennia officinalis* (după Baylis, 1940–1941).

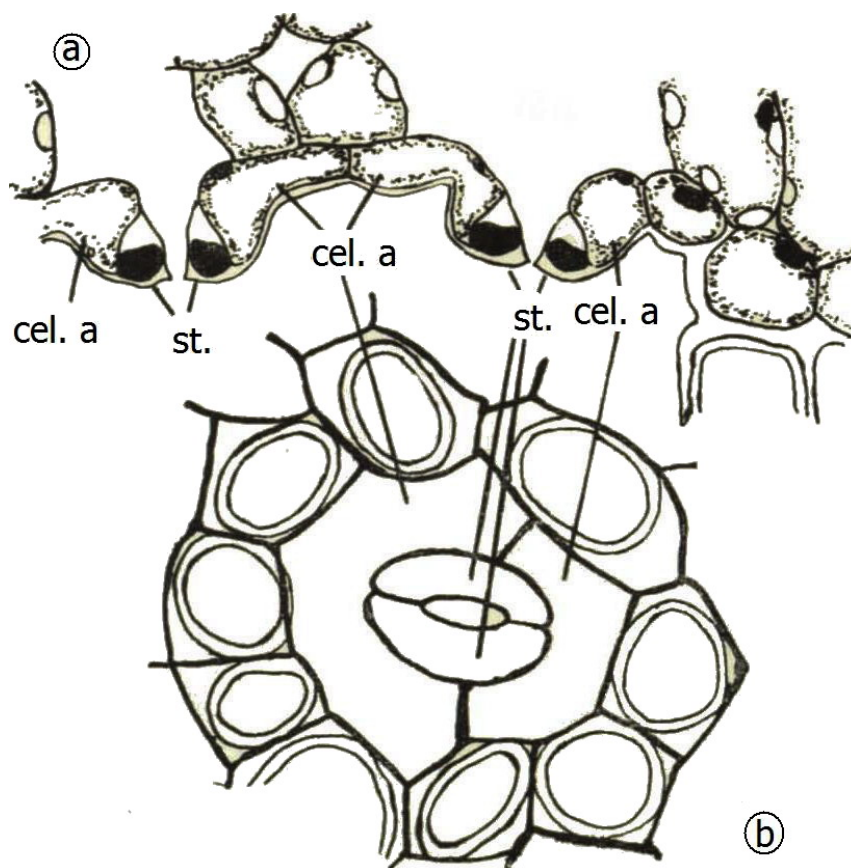


Fig. 123. Stomate din epiderma inferioară a limbului foliar de la *Avicennia officinalis*:
a – secțiune transversală; b – vedere de față; cel. a. – celule anexe; st. – stomate)
(după Baylis, 1940–1941).

Warming și Graebner (1914) au evidențiat glande salifere la o altă specie de mangrove, *Aegiceras corniculata* (fig. 124)

Waisel (1972) a arătat că la speciile de *Avicenniaceae*, glandele sunt formate dintr-un număr nedefinit de celule (de obicei între 5–9), dispuse într-un grup de 4 sau mai multe celule localizate în vârful unui pedicel, și 2–4 celule colectoare (fig. 125).

Fahn (1988) a stabilit că glandele de la *Avicennia marina* (fig. 126) sunt formate din 2–4 celule colectoare, un disc (celula pedicel) și, de regulă, 8, iar uneori 12, celule secretoare dispuse radiar (fig. 127).

Tomlinson (1995), în lucrarea sa referitoare la biologia mangrovelor, a trecut în revistă și unele aspecte legate de structura glandelor întâlnite la unele specii din cadrul acestor ecosisteme.

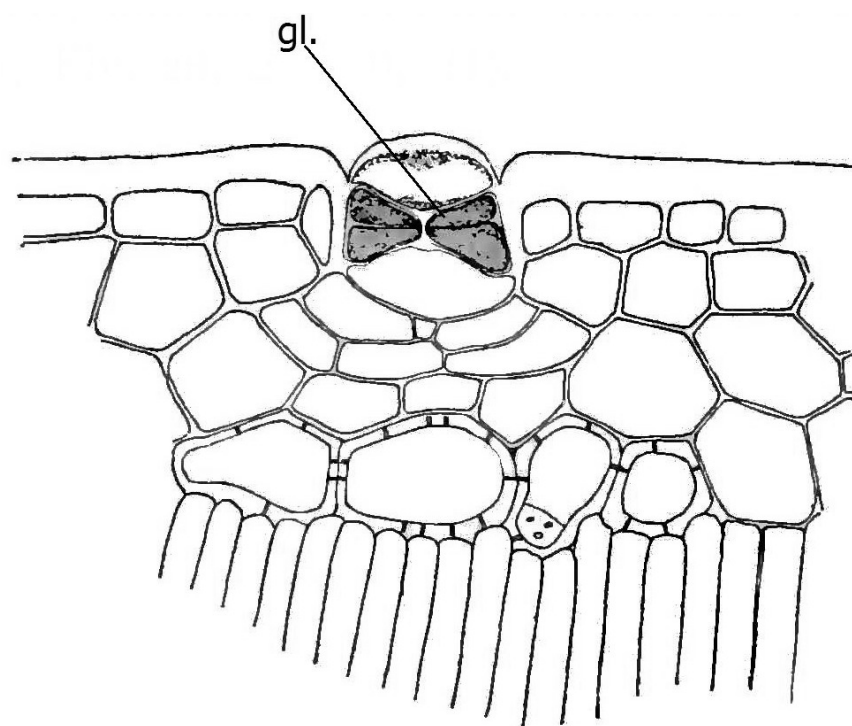


Fig. 124. Glande salifere (gl.) de *Aegiceras corniculata* (după Warming și Graebner, 1914).

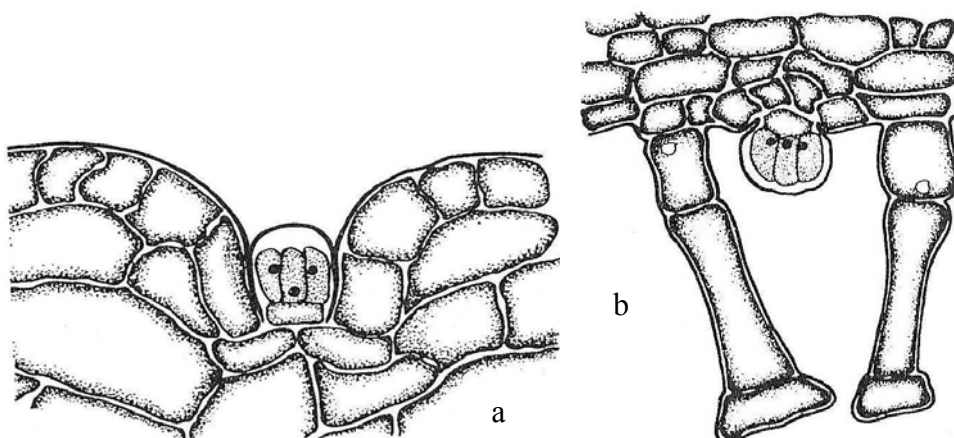


Fig. 125. *Avicennia marina*: glande salifere afundate la nivelul epidermei superioare (a) și la nivelul epidermei inferioare (b) (după Waisel, 1972).



Fig. 126. *Avicennia marina* (ramură tulpinală, floare – dreapta sus și fruct – dreapta jos)
(după Ghazanfar, 1994).

Tomlinson a arătat că acești peri glandulari sunt dispozitive specializate care secretă soluții de diferiți ioni, în special Na^+ și Cl^- . Glandele apar la speciile: *Aegialitis annulata*¹² (fig. 128, A–B), *Aegiceras corniculata* (fig. 128, C–D), *Acanthus ilicifolius* (fig. 128, E–F) și *Avicennia marina* (fig. 128, G–H), toate făcând parte din categoria mangrovelor care își reglează bilanțul sărurilor prin secreția NaCl. Unele genuri de mangrove posedă și ele structuri epidermice, asemănătoare glandelor, dar a căror funcție secretoare nu a fost încă precizată, cum ar fi cele de la *Laguncularia* și *Conocarpus*.

¹² Taxon care face parte din familia *Plumbaginaceae*, motiv pentru care despre aceste glande am amintit și la secțiunea dedicată acestei familii.

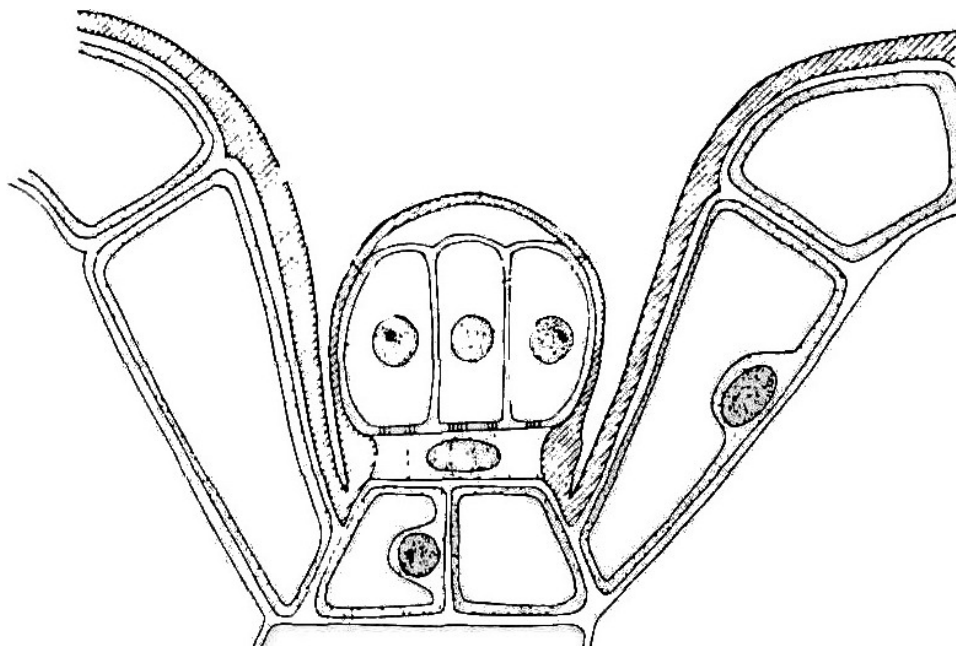


Fig. 127. *Avicennia marina*: glandă secretoare (după Fahn, 1988).

La *Avicennia*, glandele sunt localizate în niște depresiuni puțin adânci, la fața superioară a limbului și mai numeroase fiind la fața inferioară, unde nu mai sunt afundate, dar protejate de peri non-gnadulari, tri- sau tetracelulari (fig. 128, G). Fiecare glandă este formată din 2–4 celule bazale, vacuolizate, aflate la nivelul epidermei, o celulă-picior cu peretele aproape în întregime cutinizat și o serie radiară de cel puțin 8 celule terminale, care au o cuticulă subțire, fin perforată, separată de peretele celular necutinizat, formând astfel o cavitate puțin adâncă.

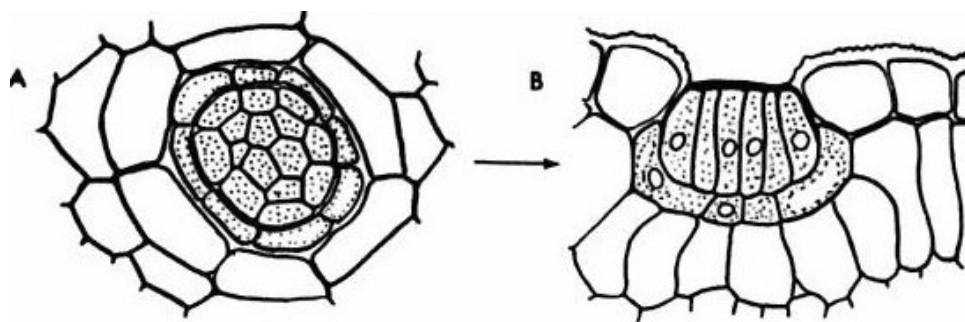


Fig. 128

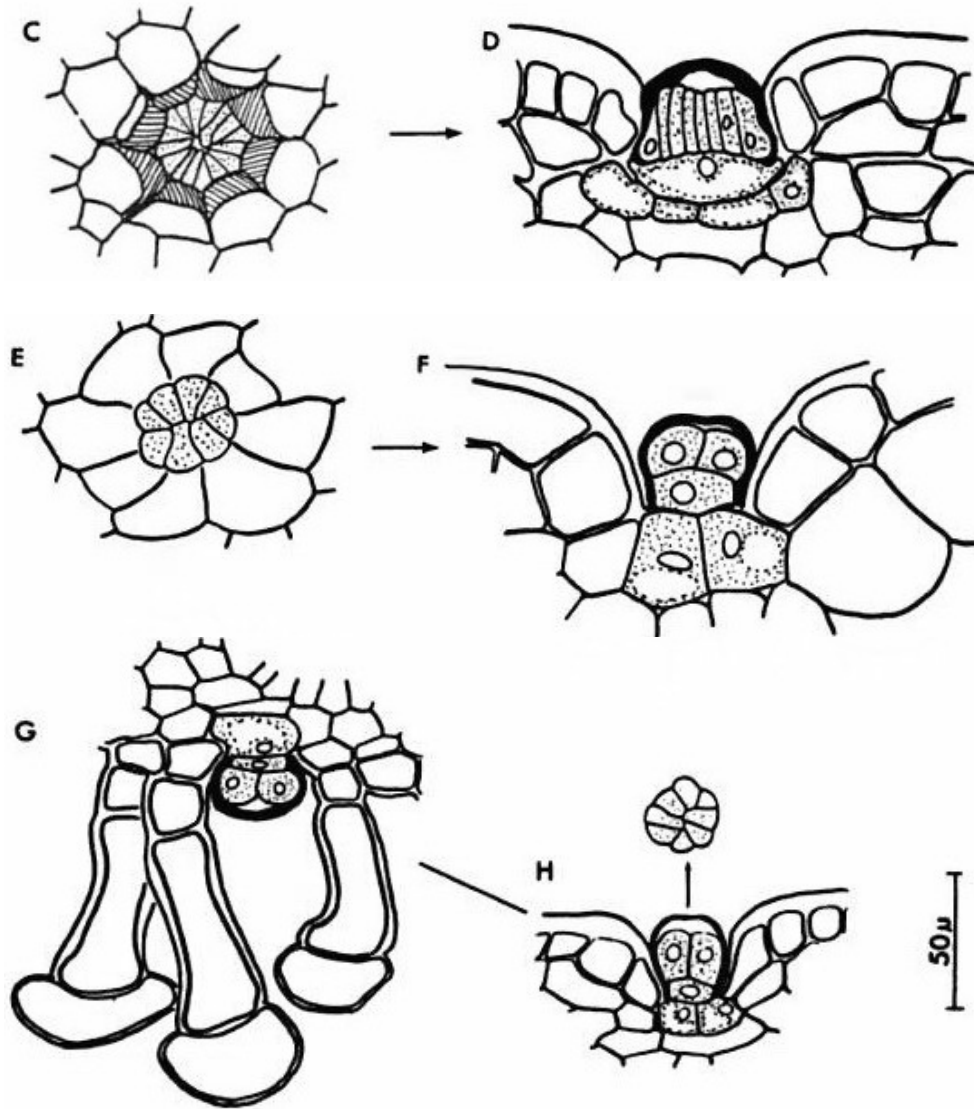


Fig. 128. Glande la *Aegialitis annulata* (A–B), *Aegiceras corniculata* (C–D), *Acanthus ilicifolius* (E–F) și *Avicennia marina* (G–H) (după Tomlinson, 1995).

Se pare că din punctul de vedere al dezvoltării lor, perii glandulari și cei non-glandulari sunt asemănători până la stadiul tricelular, când apariția unui mic pedicel mijlociu (median) permite diferențierea viitoare glande. Observația este interesantă, deoarece poate sugera faptul că, din punct de vedere filogenetic, glanda provine din tipul de păr non-glandular.

Se impune aici o paranteză. Se cunoaște faptul că speciile de mangrove pot fi împărțite în două grupe pe baza mecanismelor lor de rezistență la săruri: cele care elimină sarea la nivelul rădăcinii și cele care o acumulează (Levitt, 1972). *Avicennia marina* are o concentrație a sărurilor relativ ridicată în seva brută: aproximativ 24 mM (Scholander *et al.*, 1966), iar excesul de săruri este îndepărtat din plantă prin eliminarea lor la suprafața frunzei. Scholander (1968) a arătat că eliminarea sării la nivelul rădăcinii este un proces care nu depinde direct de metabolismul respirației, fenomen pe care el l-a numit ultrafiltrare. A identificat un sistem similar în frunze, a cărui funcționare depinde doar de integritatea membranelor semipermeabile. Este un fapt general acceptat că excreția la *Avicennia* este realizată de structuri glandulare de la suprafața frunzei.

Shimony, Fahn și Reinhold (1973) au studiat ultrastructura glandei de la *Avicennia marina* și au făcut următoarele observații. Epiderma de la ambele fețe ale frunzei prezintă peri secretori de săruri, care la fața adaxială sunt afundați în depresiuni dispuse compact, rezultate în urma diviziunii și creșterii celulelor epidermice și subepidermice.

La fața abaxială, glandele nu sunt afundate, dar sunt distribuite printre perii neglandulari. Stomatele sunt prezente în ambele epiderme. Mezofilul este format din 4-6 straturi de țesut acvifer la fața adaxială și din parenchim asimilator diferențiat în țesut palisadic și țesut spongios.

Fiecare glandă este formată din 2 sau 4 celule colectoare, o celulă în formă de disc (pedicelul glandei) și 8 sau mai multe celule secretoare (fig. 129).

Glanda saliferă de la *A. marina* a fost studiată ultrastructural de Shimony, Fahn și Reinhold (1973), care au găsit multe asemănări între aceasta și cea de la *Tamarix*. În partea superioară a glandei, cuticula este prevăzută cu numeroși pori, foarte înguști (fig. 130). Pereții laterali ai „pedicelului” sunt complet cutinizați, iar citoplasma aderă strâns la aceștia (fig. 131). Pereții transversali ai celulelor glandei conțin numeroase plasmodesme. Între cuticulă și pereții celulelor secretoare există mult material omogen, probabil de natură pectică.

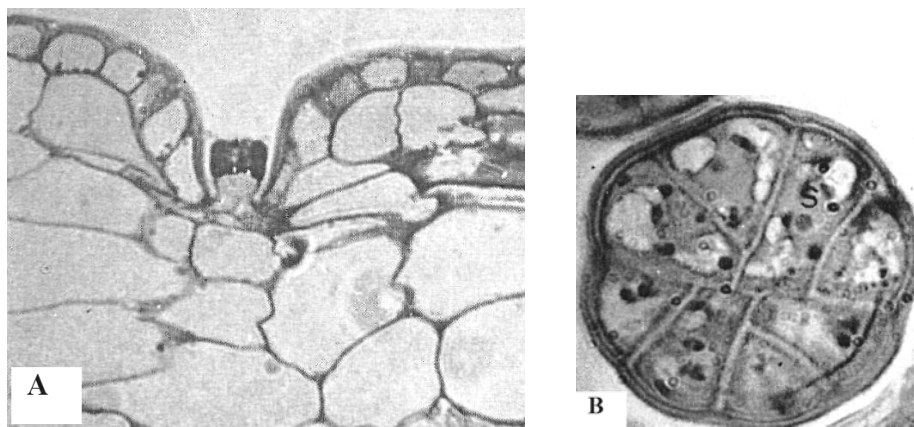


Fig. 129

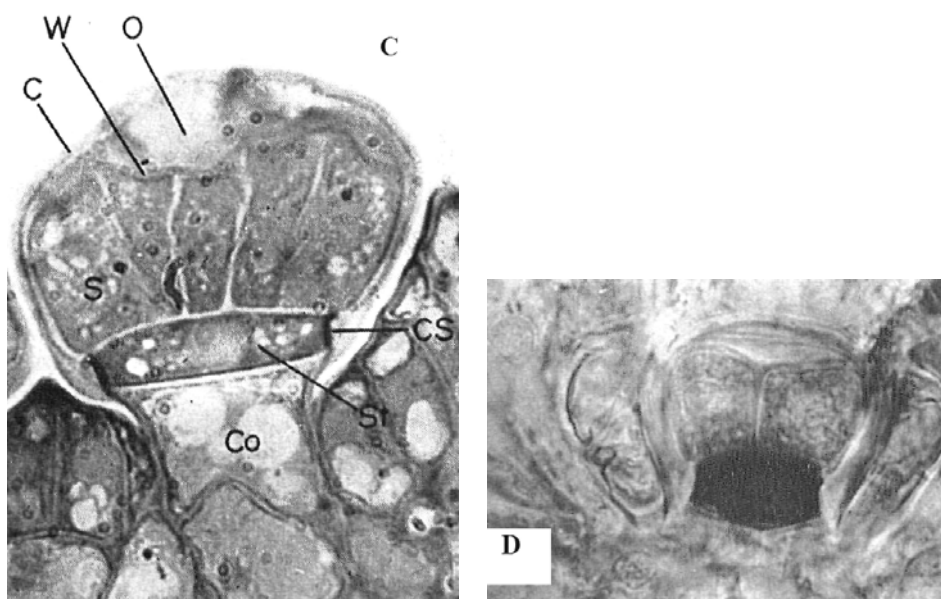


Fig. 129. *Avicennia marina*: A – glandă situată sub nivelul epidermei superioare;
 B – celulele secretoare văzute de sus; C – glandă cu celulele mult mărite;
 D – evidențierea celulei – pedicel; c – cuticulă; w – perete celular; s – celulă secretoare;
 cs – bandă „caspariană”; co – celulă colectoare; st – celulă pedicel
 (după Shimony, Fahn, Reinhold, 1973).

Acesta este vizibil și pe suprafața internă a pereților laterali ai celulelor secretoare (fig. 132) și poate funcționa ca un canal ce facilitează trecerea soluției de săruri secretate, așa cum funcționează materialul electronodens al glandelor de la *Tamarix*. Citoplasma ocupă în celula secretoare cea mai mare parte din volumul acesteia. Nucleii sunt voluminoși, iar mitocondriile și ribozomii se găsesc în număr mare. Veziculele (fig. 132), dintre care unele cu un conținut dens, sunt adesea aranjate în agregate, la periferia celulei. Structurile multiveziculare sunt vizibile adesea între plasmalemă și peretele celular.

Deși structura și ultrastructura acestor glande par bine cunoscute, nu același lucru se poate spune și despre modul de funcționare a acestor structuri. Nu a fost stabilit încă un mecanism general care să explice funcționarea glandelor. Studiul lui Fitzgerald, Orlovich și Allaway (1992) a pornit de la premisa că posibilele căi de secreție la nivelul epidermei abaxiale a frunzei de *Avicennia* ar fi glandele, perii și stomatele. Însă, în cavitatea substomatică nu se acumulează cristale de săruri, așa cum ar fi fost de așteptat dacă sarea ar fi fost evaporată, în procesul de transpirație, la nivelul cavității substomatice.

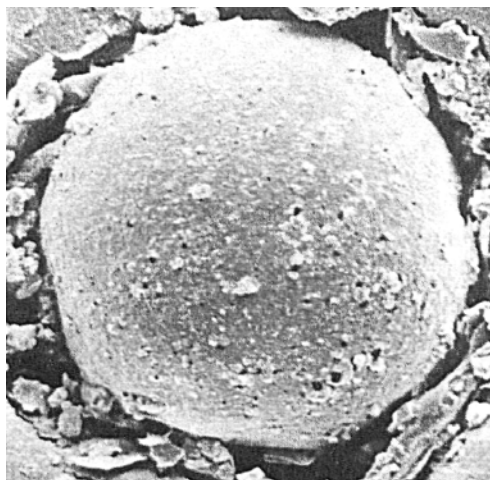


Fig. 130. *Avicennia marina*: glandă cu numeroși pori în cuticulă (după Fahn, 1988).

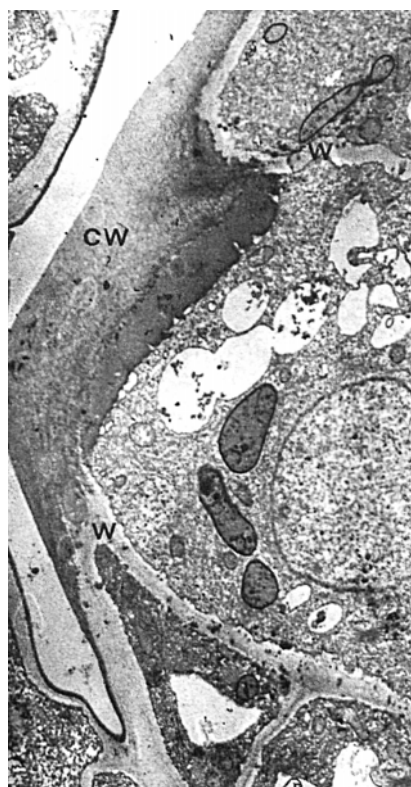


Fig. 131. *Avicennia marina*: glandă cu perete lateral (CW) complet cutinizat;
W – perete celular necutinizat (după Fahn, 1988).

Analizele cu raze X, pentru evidențierea și localizarea sodiului, clorului și potasiului, au relevat următoarele aspecte. În celulele perilor nu a fost evidențiat sodiul, iar la nivelul celulelor bazale și peltate ale părului, a fost observată o cantitate redusă de clor, în timp ce potasiul a fost elementul principal.

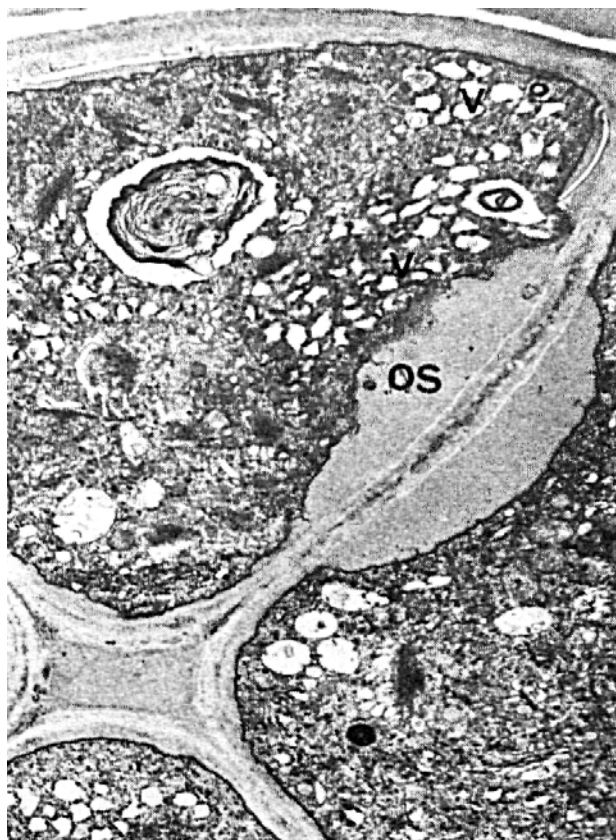


Fig. 132. *Avicennia marina*: glandă cu substanță opacă (OS) de natură pectică; V – vezicule (după Fahn, 1988).

Vacuolele celulelor epidermice conțin toate aceste trei elemente, dar relativa lor absență la nivelul perilor sugerează faptul că nu are loc un flux de săruri de-a lungul lor. Nici nu există posibilitatea unui flux ridicat la acest nivel de vreme ce celula bazală a părului reprezintă o barieră apoplastică pentru deplasarea la exteriorul frunzei, traversând acești peri (Fitzgerald și Allaway, 1991), iar simplastul este discontinuu între celulele bazale ale părului și restul frunzei. Deci, nici perii nu pot fi mijlocul prin care sunt eliminate sărurile la exteriorul plantei.

Folosirea razelor X a arătat, însă, că la nivelul glandei distribuția sodiului și clorului este identică în toate celulele. Potasiul este și el prezent, deși într-o

cantitate mai mică. Prezența unei bariere apoplastice la nivelul celulei-pedicele sugerează faptul că sărurile se deplasează simplastic de-a lungul glandei; se previne, totodată, refluxul sării din cavitatea subcuticulară. O dată ce sarea este eliminată din glandă pe cale simplastică, singura posibilitate pentru aceasta este să fie eliminată la exteriorul frunzei.

În plus, imaginile glandei obținute prin STEM (*Scanning Transmission Electron Microscope*) scot în evidență o masă opacă la exteriorul glandei (fig. 133), care conține în principal sodiu și clor, mai puțin potasiu. Aceste rezultate concordă cu cele care au stabilit că secrețiile la nivelul frunzelor conțin mai mult sodiu și clor, dar mai puțin potasiu (Boon și Allaway, 1986).

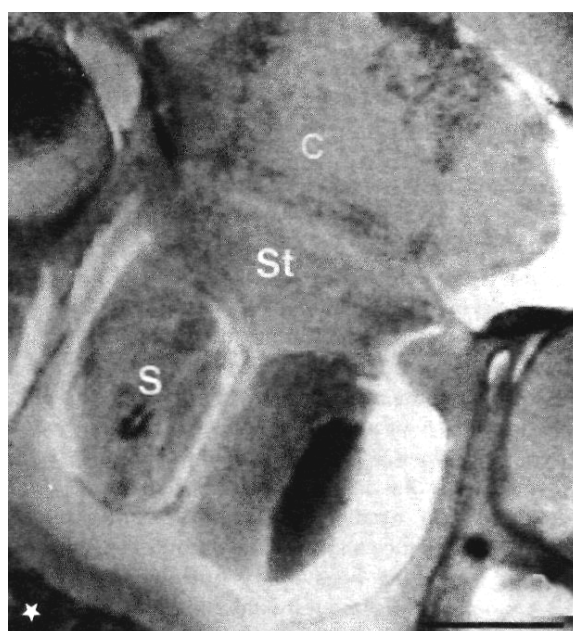


Fig. 133. *Avicennia marina*: glandă cu celulă colectoare (c), celulă pedicel (st.) și celulă secretoare (s); cu stelută a fost figurată masa opacă de la exteriorul glandei (după Fitzgerald, Orlovich și Allaway, 1992).

Problemele legate de modul de funcționare a acestor glande sunt mult mai numeroase și mai delicate. Firește, ceea ce este cert, este că glandele de la *Avicennia* sunt prezente pe ambele fețe ale limbului foliar și că sunt „organele” specializate în secreția sărurilor.

Totuși, Berjak (1978) a sugerat că structurile glandulare de la această specie se găsesc numai în frunzele tinere; la cele mature, se pare că soluția salină intercelulară este eliminată prin stomatele de la fața abaxială, care devin astfel funcționale numai după ce limbul atinge jumătate din suprafața lui (de Chalain și Berjak, 1979).

În această direcție a fost realizat un studiu de către Drennan și Berjak (1982), care au făcut câteva observații foarte interesante. Astfel, au constatat că glandele suferă un proces de autoliză atunci când frunzele devin mature. În vreme ce extinderea frunzei poate fi responsabilă de reducerea inițială în densitate a glandelor, scăderea numărului total de glande *per* frunză, odată cu maturarea acesteia, sugerează că glandele dispar de pe fața adaxială. Pierderea acestor structuri glandulare pare să fie definitivă atunci când glandele autolizate, colapsate (fig. 134), devin în totalitate înfundate (fig. 135). Pierderea organizării celulare a glandei prin autoliză are loc la ambele fețe ale frunzei. Cu toate acestea, deși apare autoliza celulelor glandulare, este de presupus că glandele au o funcție de excreție în stadiile timpurii ale dezvoltării frunzei.

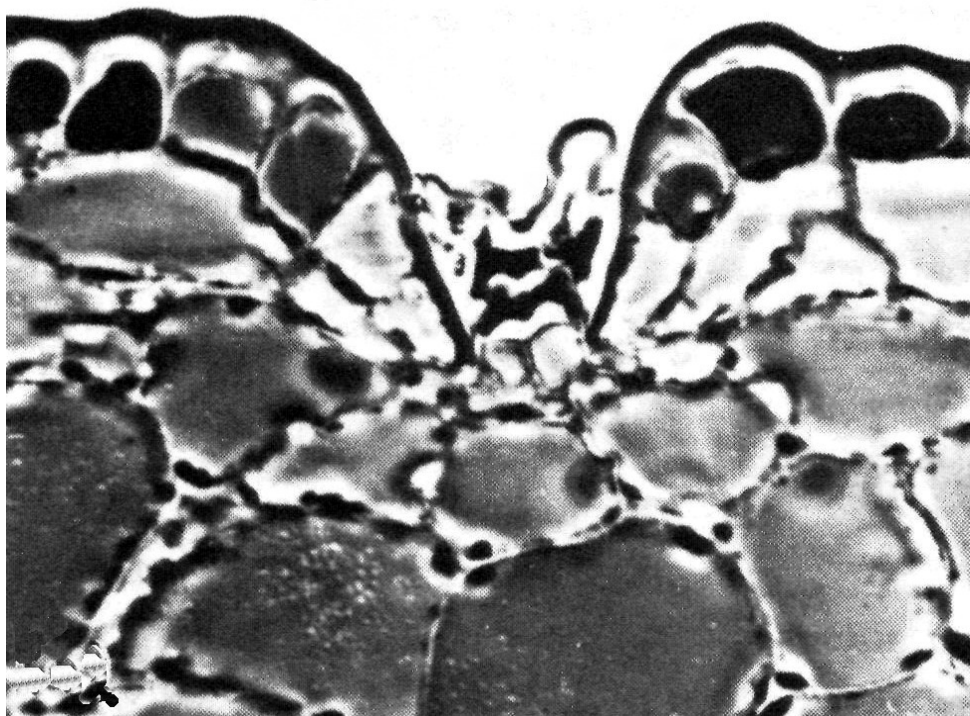


Fig. 134. Glandă colapsată (autolizată) de *Avicennia marina* (după Drennan și Berjak, 1982).

Firește, problemele ridicate de modul de funcționare a acestor glande la reprezentanții mangrovelor sunt mult mai complexe și mai sofisticate decât am putut noi surprinde în rândurile de mai sus. Mangrovele reprezintă unele dintre cele mai complexe și mai fascinante ecosisteme de pe glob și, în egală măsură, ar putea

să rețină atenția orice aspect legat de alte adaptări, de utilizarea acestor specii, de distribuție, de zonarea lor.

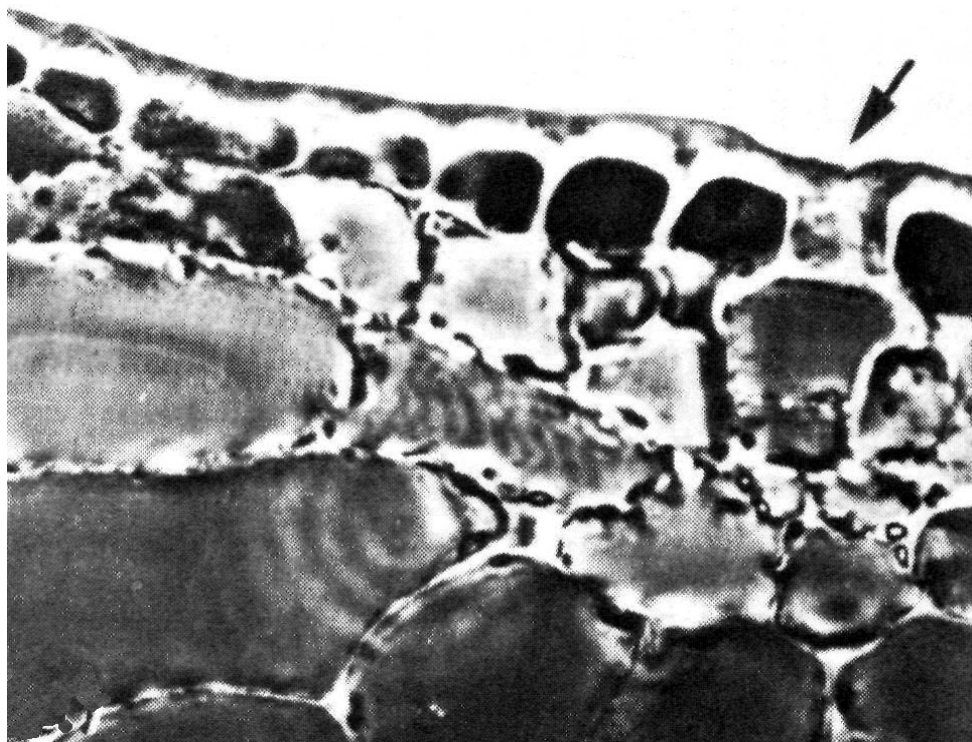


Fig. 135. Glandă înfundată (obturată) de *Avicennia marina* (după Drennan și Berjak, 1982).

Însă, chiar și așa, prea puțin s-a scris despre ontogeneza unor structuri glandulare (secretoare) la mangrove.

Das (2002) a studiat ontogeneza stomatelor și a perilor glandulari la câteva specii de mangrove din India. Perii glandulari apar numai la fața adaxială a frunzelor de *Acanthus ilicifolius* (fig. 136) (familia *Acanthaceae*) și *Aegialitis rotundifolia* (familia *Plumbaginaceae*).

La *Acanthus* (fig. 137, sus), perii glandulari maturi au formă de pară, iar cei de la *Aegialitis* (fig. 137, jos) sunt localizați în depresiuni (cripte) ce au formă de cupă. La ambele specii, perii maturi sunt formați, în principiu, din 4–8 celule terminale dispuse radiar, două celule-pedicel și o celulă bazală. Celula primordială a părului diferă de celelalte celule ale epidermei prin dimensiunile mai mari, prin nucleul bine conturat și prin multe vacuole. În secțiune transversală, primordiul proemină deasupra stratului de celule epidermice la *Acanthus*, iar la *Aegialitis*

rămâne la nivelul criptei formate de celulele epidermice. La ambele specii, prima diviziune a primordiului are loc transversal, pentru a forma celulele terminală și bazală. Celula terminală suferă o a doua diviziune transversală, conducând la formarea unei celule terminale și a uneia pedicel, în vreme ce celula bazală rămâne nedivizată.



Fig. 136. *Acanthus ilicifolius* (după Panda, 2004).

La *Acanthus*, celula-pedicel se divide o dată transversal și produce două celule-pedicel, iar la *Aegialitis*, a treia diviziune apare atât la celula-pedicel, cât și la cea terminală, longitudinal și în unghi drept pe fiecare în parte, dând naștere la două celule-pedicel și două celule terminale. Apoi, celula-pedicel rămâne nedivizată și celula terminală suferă o serie de diviziuni longitudinale, formând 8 celule terminale, cu o dispoziție finală radiară. Părul glandular rămâne „înglobat” de un strat cuticular neîntrerupt. Văzute de față, la ambele specii, celulele terminale sunt dispuse radiar.

Dezvoltarea glandei (părului glandular) la *Avicennia marina* este reprezentată în figura 138. Glanda matură este acoperită de cuticulă, ceea ce nu permite transportul sării pe cale apoplastică. Sarea circulă prin celula bazală (numită adesea celulă colectoare), prin celula-pedicel, către celulele secretoare, fiind excretată într-un spațiu subcuticular, în partea terminală a glandei. În timpul zilelor călduroase și uscate, la suprafața frunzei se formează cristale de săruri (fig. 139), ca urmare a uscării soluției secretate. Dimineața devreme, când umiditatea aerului este mare, sarea excretată la suprafața frunzei absoarbe higroscopic apă, ceea ce dizolvă sarea, care poate picura de pe frunze sub forma unor stropi „de ploaie” sărați (fig. 139).

Prezența structurilor secretoare de săruri la taxoni foarte diverși din punctul de vedere al apartenenței la o familie sau alta poate fi dovada unei convergențe: deși heterogene din multe puncte de vedere, specii diferite posedă aceleași mecanisme de adaptare la un conținut ridicat de săruri. Este deosebit de tentant să se stabilească exact care sunt implicațiile acestor formațiuni în viața plantei, care este (dacă există) avantajul ecologic oferit speciei, ce factori și în ce mod influențează ei secreția sărurilor. Sunt aspecte de a căror lămurire depinde înțelegerea holistică a acestor structuri.

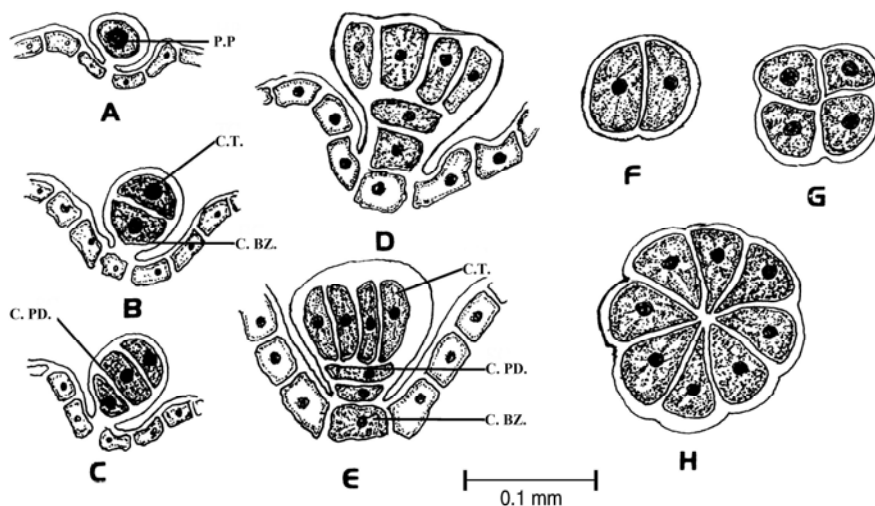


Fig. 137

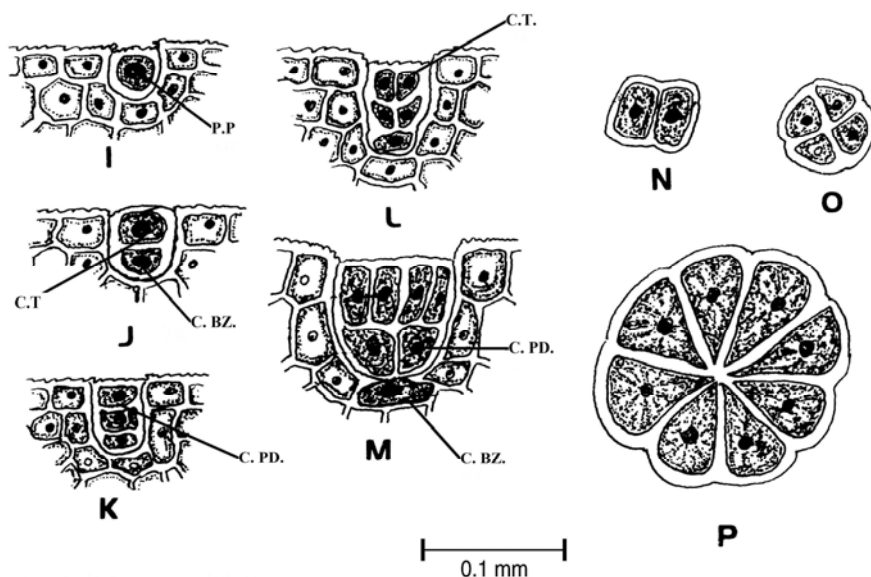


Fig. 137. Stadiile de dezvoltare a perilor glandulari la *Acanthus ilicifolius* (A–H) și *Aegialitis rotundifolia* (I–P): PP – primordiul părului; C. BZ. – celulă bazală; C.PD. – celulă pedicel; C.T. – celulă terminală. A: primordiul părului; B: stadiul bicelular (C.T. și C. BZ.); C: stadiul tricelular (C.T., C. PD., C.BZ.); D: o C. BZ., o C. PD., 4 C.T.; E: păr glandular matur; F–H: glanda văzută de față; I: primordiu situat în criptă; J: diviziune, cu C.T. și C. BZ.; K: stadiu tricelular; L: C.BZ. nedivizată și diviziuni longitudinale ale C. PD. și C.T.; M: 2 C.PD. nedivizate, o C. BZ. și diviziunea longitudinală a C.T.; N–P: glanda văzută de față (după Das, 2002).

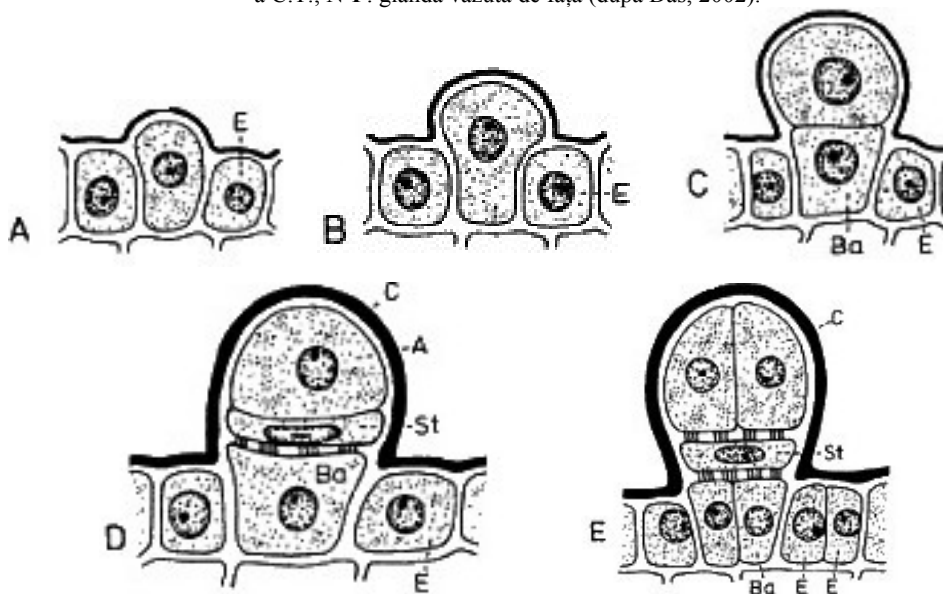


Fig. 138 (A–E)

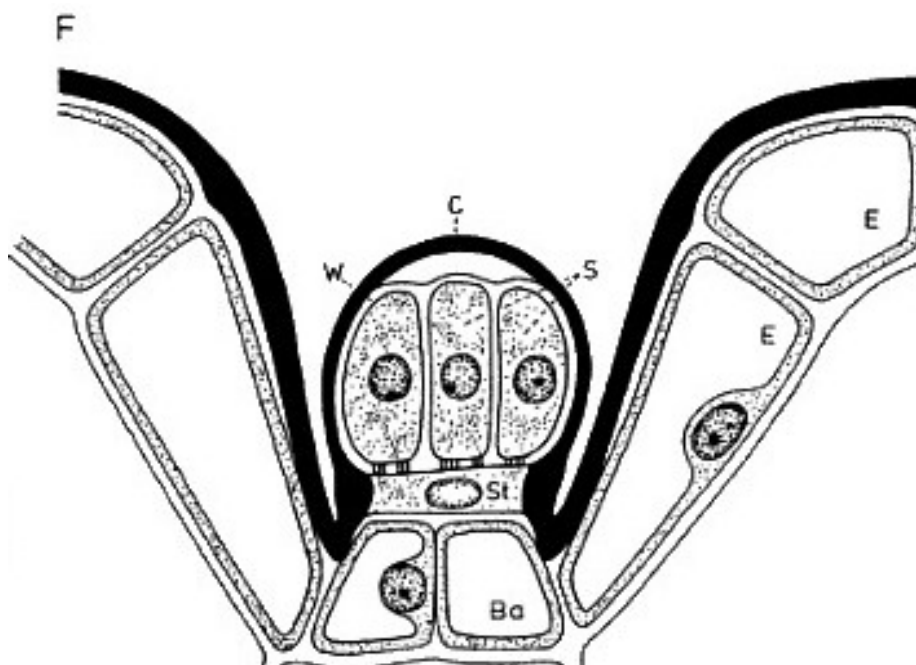


Fig. 138. Dezvoltarea glandei salifere (părlui glandular) la *Avicennia marina*: A – E, diferite stadii ale dezvoltării; F – glandă matură; A – celulă terminală; Ba – celulă bazală; C – cuticulă; E – celulă epidermică; S – celulă secretoare; St – celulă pedicel; W – perete celular (după Lüttge, 2008).



a

Fig. 139



b

Fig. 139. *Avicennia marina*: cristale de săruri (a) și picături de soluție salină (b) pe suprafața frunzei (după Lüttge, 2008).

3.5. GLANDE SALIFERE LA SPECII DIN FAMILIA *PRIMULACEAE*

Glandele salifere sunt structuri care au fost evidențiate și la *Glaux maritima* (fig. 140). Acestea au fost puse în discuție de Warming (1897), Cross (1909), Rozema (1975), Rozema, Riphagen și Sminia (1977), Rozema și Riphagen (1977), Rozema și Gude (1981), Adam (1990).

Rozema, Riphagen și Sminia (1977) au realizat un studiu referitor la structura și ultrastructura glandelor de la *Glaux maritima* (fig. 141, 142, 143). Aceste glande ar putea fi, deci, o specializare ecologică, o adaptare la habitatele maritime.

Glandele sunt afundate în depresiuni ale epidermei; pe secțiuni superficiale ale frunzelor, ele apar ca fiind înconjurată de 6 celule epidermice, dispuse regulat (Rozema, Riphagen, Sminia, 1977). Nu au fost evidențiate legături între elementele vasculare și glandele secretoare de săruri. Din interior către exteriorul glandei pot fi descrise trei tipuri de celule: o celulă bazală mare, cu vacuolă centrală și un strat subțire de citoplasmă parietală, ce conține un nucleu mare și cloroplaste. Această celulă, asemănătoare într-o oarecare măsură cu cele ale mezofilului, este asimilată cu celula colectoare a glandei. În apropierea acesteia se află o celulă-pedicel mare, cu nucleu voluminos; pereții laterali ai acestei celule sunt încrustați cu suberină și

cutină. Partea externă a glandei este formată din 4–8 celule secretoare, a căror bază se găsește în continuarea părții superioare a celulei-pedicel. Celulele secretoare sunt caracterizate prin nucleu relativ mare și citoplasmă densă.

După cum am arătat deja, funcția ecologică a activității acestor glande este să îndepărteze excesul de ioni absorbiți, în special sodiu și clor. Dar această afirmație nu acoperă decât o parte din realitatea complexă care se stabilește între plantă și mediu. De fapt, există multe întrebări care trebuie luate în considerație: Care este cantitatea de săruri eliminată, în raport cu cea absorbită? În ce măsură secreția sărurilor reușește să mențină concentrația internă de săruri la un nivel constant? Care este specificitatea dintre mecanismul secreției și NaCl? Se pare că relevanța ecologică a mecanismului de secreție poate fi stabilită doar atunci când sunt luate în calcul atât importanța proceselor secretoare, cât și economia hidrică a plantei (Waisel, 1972), dar și realizarea unor comparații cu alte mecanisme de adaptare la salinitate, cum ar fi eliminarea ionilor prin intermediul rădăcinilor, și succulența.

Se pare, deci, că importanța și relevanța ecologică a secreției ionilor sunt stabilite nu numai luând în calcul cantitatea de ioni secretați, ci și mărirea concentrației interne a ionilor. Pollak și Waisel (1979) folosesc parametrul *relative excretion* (raportul dintre cantitatea de ioni secretată și conținutul intern de ioni) ca un criteriu pentru explicarea eficienței mecanismelor secretoare.

În acest context, un studiu ecofiziologic a demonstrat că, pentru *Glaux maritima*, eficiența secreției sodiului (abilitatea de a menține un nivel constant de Na intern) a fost de 20% (Rozema și Gude, 1981).

În fine, într-un alt studiu ecofiziologic, în care a fost considerată aceeași specie, *Glaux maritima*, s-a arătat că în condițiile cultivării în medii cu 300 mM NaCl, cantitatea de potasiu secretată a fost de 2 mmol, 30 mmol sodiu și 31 mmol clor, în timp ce în medii lipsite de NaCl, cantitățile secretate au fost de 3–4 mmol Na și Cl (Rozema și Riphagen, 1977). S-a putut face, astfel, deosebirea între „glande inactive” (0 mM NaCl) și „glande active” (300 mM NaCl).

Warming (1897), în consistentul său studiu referitor la structura halofitelor, a figurat glanda de *Glaux maritima* (fig. 144), referindu-se la aceasta ca la un păr glandular sau hidatodă. Despre legătura dintre glande și hidatode am mai vorbit în partea introductivă a lucrării noastre, deci este posibil ca Warming să considere modul de funcționare a părului glandular (glandei) ca pe cel al unei hidatode. De altfel, trebuie spus că în anexa lucrării citate, dedicată abrevierilor folosite în figurile din text, *glanda* este numită păr glandular sau hidatodă (*kirtelhaar eller hydatode*, orig., op. cit.)¹³.

Kamienski, în extensivul său studiu referitor la anatomia primulaceelor (1880), a identificat pentru specia *Samolus litoralis*, structuri care, după figurile realizate de el, sunt de fapt glande salifere (fig. 145).

¹³ Considerăm deducția foarte importantă pentru înțelegerea cadrului general al discuției; spre deosebire de multe alte lucrări consultate, ne-a fost practic imposibil să traducem, din limba daneză, pasajul din text, dedicat speciei *Glaux maritima*.

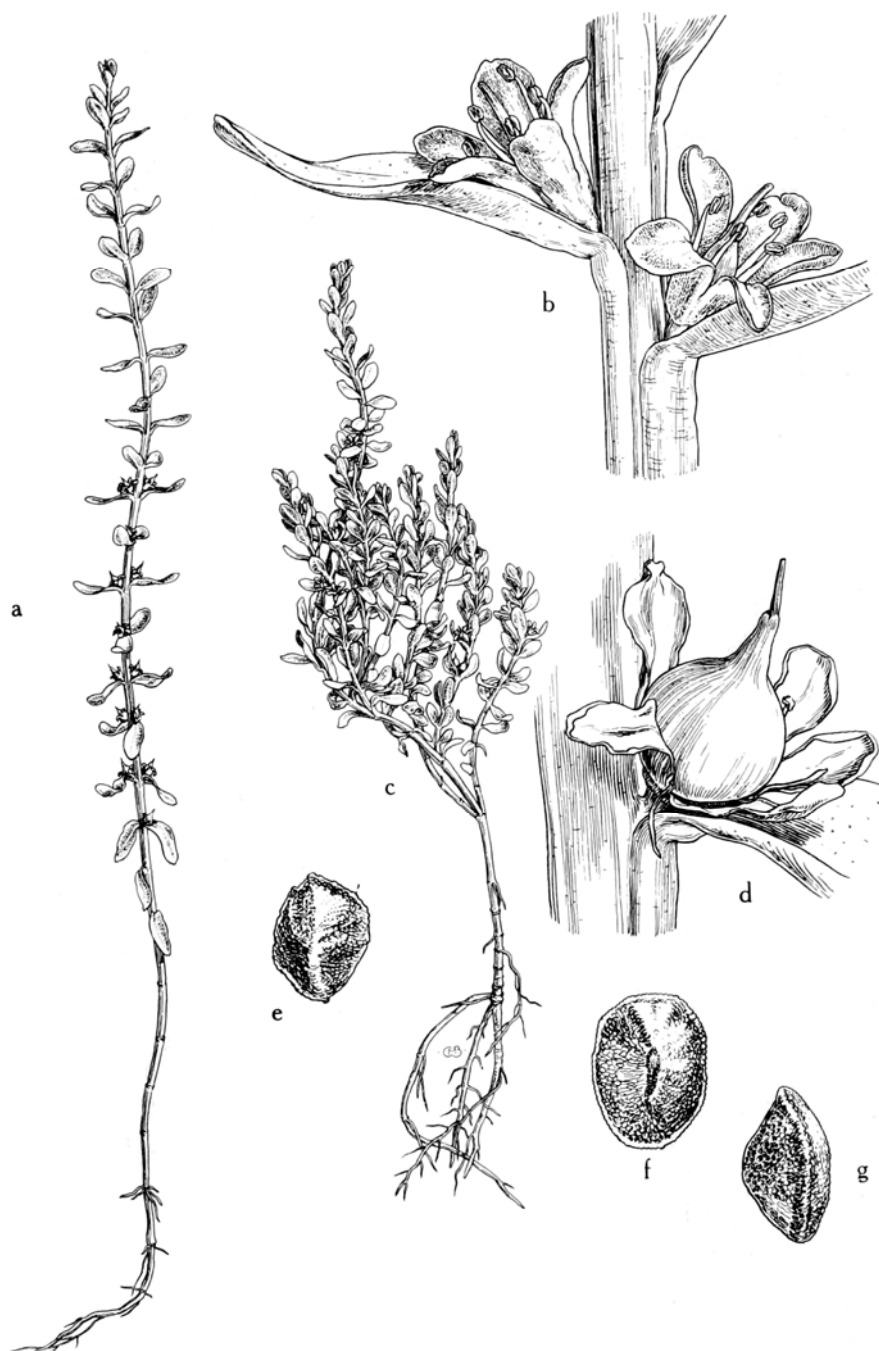


Fig. 140. *Glaux maritima*: a – plantă neramificată; b – flori; c – plantă ramificată; d – fruct tânăr; e–g, semințe (după Correl și Correl, 1972).

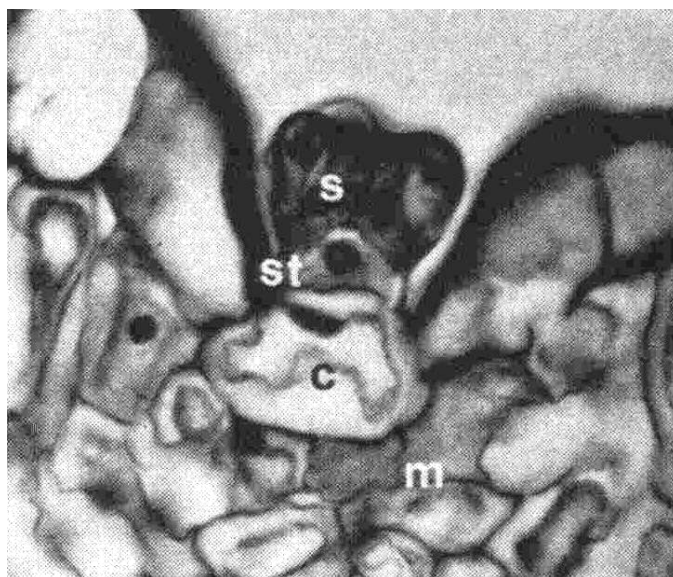


Fig. 141. *Glaux maritima*: glandă secretoare:
S – celulă secretoare; st – celulă-pedicel; c – celulă colectoare; m – mezofil
(după Rozema, Riphagen și Sminia, 1977).

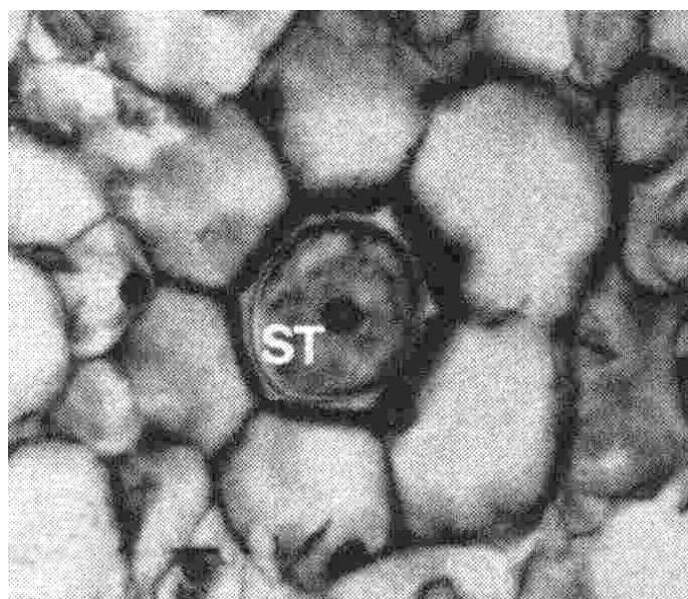


Fig. 142. *Glaux maritima*: glandă secretoare în secțiune transversală, la nivelul celulei-pedicel (ST);
6 celule epidermice înconjoară celula colectoare
(după Rozema, Riphagen și Sminia, 1977).



Fig. 143. *Glaux maritima*: glandă secretoare la o plantă cultivată în condiții de salinitate scăzută; cu – cuticulă; cwp – protuberanțe ale peretelui celular; mi – mitocondrii; n – nucleu; s – celulă secretoare; st – celulă-pedicel; pd – plasmodesme; c – celulă colectoare (după Rozema, Riphagen și Sminia, 1977).

O situație oarecum asemănătoare este valabilă și în cazul speciei *Samolus repens* (Cross, 1909), la care au fost evidențiate glande. Acestea nu sunt denumite explicit glande, ci peri glandulari; în plus, nu se pomeneste nimic de natura secreției acestor structuri. Însă, din text, din figurile realizate de autoare și din corelațiile pe care aceasta le face cu alte investigații, deducem clar că este vorba de glande secretoare (cel mai probabil, de săruri).

Aceste glande sunt localizate la baza unor depresiuni din epiderma limbului foliar de *Samolus repens* (fig. 146a,b). Părul glandular este divizat de pereți verticali în câteva celule sprijinite pe o celulă bazală¹⁴, considerată a fi una epidermică modificată; celulele epidermice care delimitează această cavitate sunt oarecum alungite.

Localizarea și structura acestor glande se pot observa bine și pe o secțiune transversală prin tulpina aceleiași specii (fig. 147).

¹⁴ Se poate observa, din descriere, structura tipică a unei glande, caracterizată astfel și de alți autori (n.n).

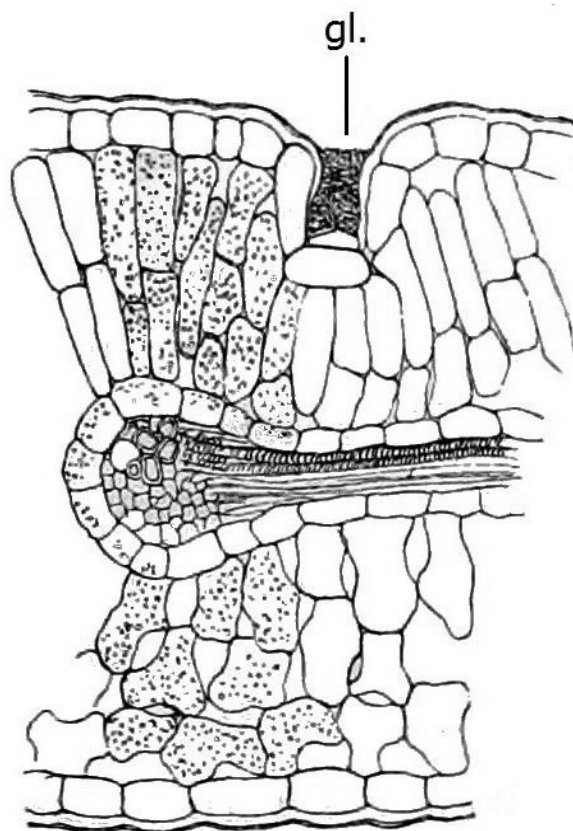


Fig. 144. Glandă (gl.) din structura frunzei de *Glaux maritima* (după Warming, 1897).

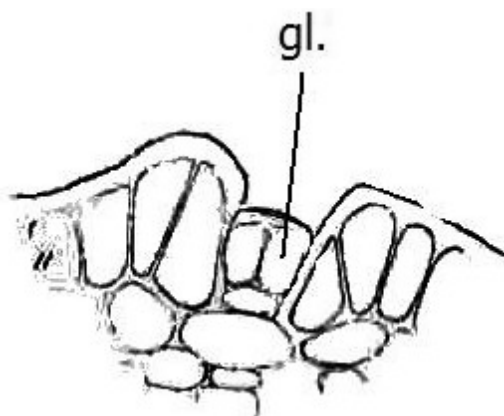


Fig. 145. Glande salifere (gl.) la *Samolus litoralis* (după Kamienski, 1880).

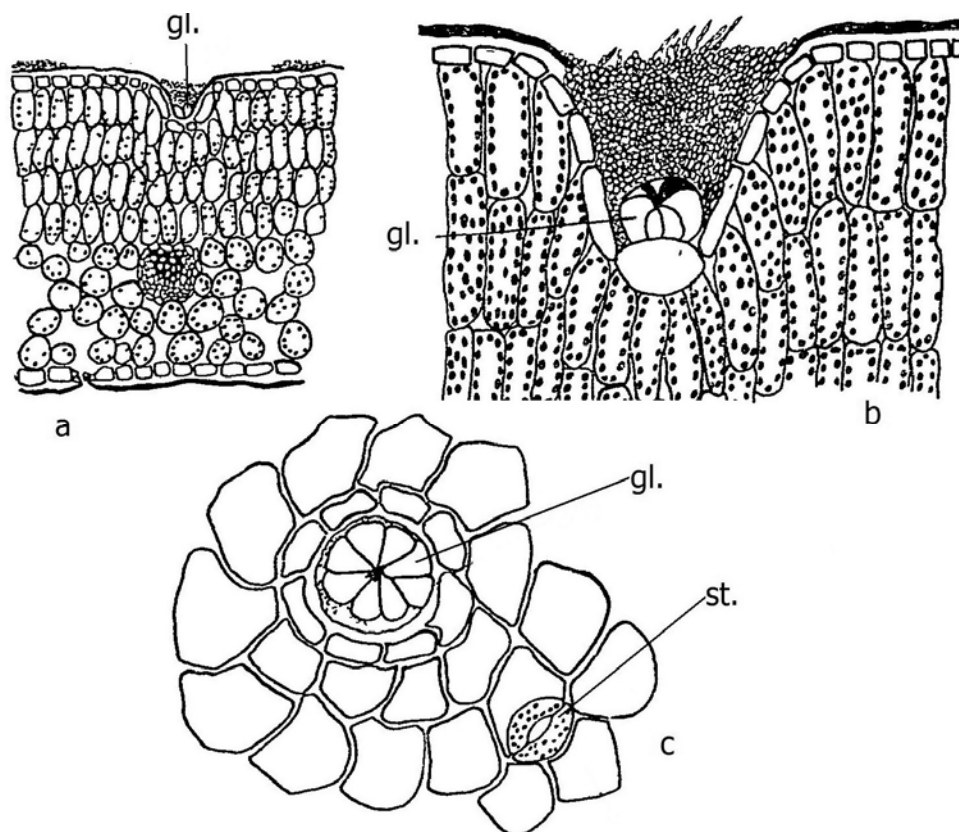


Fig. 146. Secțiune transversală prin frunza de *Samolus repens* : a-b, secțiuni transversale; c – secțiune superficială; gl. – glandă; st. – stomată (după Cross, 1909).

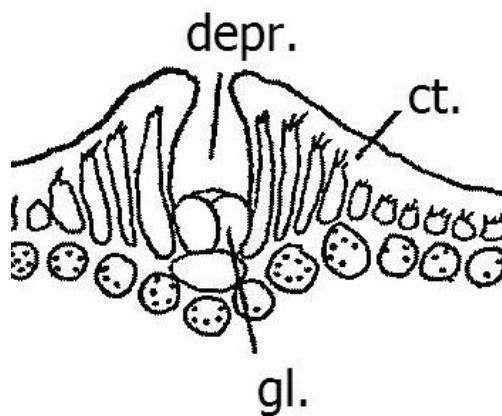


Fig. 147. Secțiune transversală prin tulpina de *Samolus repens*: ct. – cuticulă; depr. – depresiune; gl. – glandă (după Cross, 1909).

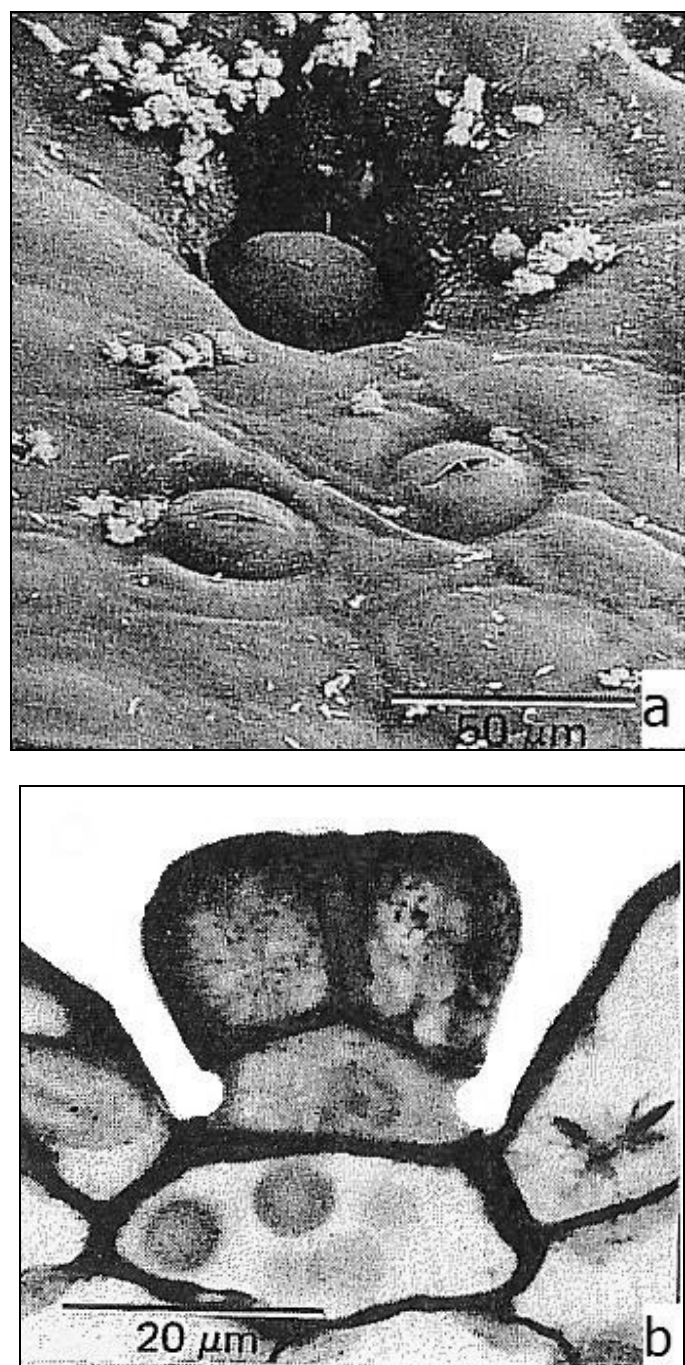


Fig. 148. Glande salifere de *Samolus repens*: a – imagine SEM; b – secțiune transversală (după Adam, 1990).

Comparând structura glandelor de la *Samolus repens* (Cross, 1909) cu cea figurată de Adam (1990) (fig. 148b), putem observa similitudini foarte mari, întărind ideea că autoarea sus-citată se referă de fapt la glande, deși nu le nominalizează explicit.

În figura 148a, se poate observa glanda, localizată la baza unei depresiuni, iar în figura 148b, se pot observa foarte bine celulele secretoare, sprijinite pe o celulă bazală.

3.6. GLANDE SALIFERE LA SPECII DIN FAMILIA POACEAE

Există o literatură foarte bogată, referitoare la aceste structuri secretoare prezente la unii taxoni din familia *Poaceae*. Glandele au fost tratate fie la modul general, fie au fost puse în relație cu toleranța la săruri a speciilor care le posedă, de către Helder (1956), Gould și Shaw (1983), Amarasinghe și Watson (1988; 1989), Marcum și Murdoch (1990a; 1990b), Marcum, Anderson și Engelke (1998), Marcum (1999; 2002; 2006), Marcum și Pessarakli (2006), Lambers, Chapin III și Pons (2008).

De cele mai multe ori, însă, studiile se referă la câte un gen, cum ar fi *Spartina*: Klugh (1909), Sutherland și Eastwood (1916), Chater și Jones (1957), Levering și Thomson (1972), Anderson (1974), McGovern, Laver și Gram (1979), Bradley și Morris (1991), Rozema *et al.* (1991), Burke, Weis și Weis (2000), Weis *et al.* (2002), Sleimi și Abdelly (2003).

În alte situații, genul investigat este *Sporobolus* (Ramati, Lipschitz și Waisel, 1976; Donovan, Gallagher, 1985; Wood și Gaff, 1989; Blits și Gallagher, 1991; Marcum și Murdoch, 1992; Naidoo și Naidoo, 1998a; 1998b; 1999; Ramadan, 2001), autorii referindu-se la una din speciile: *S. virginicus*, *S. sporobolus*, *S. arenarius* sau *S. spicatus*. Glandele de la *Aeluropus littoralis* sunt luate în discuție de Pollak și Waisel (1970; 1979) și Zouhaier *et al.* (2008).

Alte studii iau în considerație glandele de la *Distichlis* și *Cynodon* (Ramakrishnan și Nagpal, 1973; Kemp și Cunningham, 1981; Oross și Thomson, 1982a; 1982b; Worku și Chapman, 1998) sau *Dactylis* (McNeilly, Ashraf și Veltkamp, 1987) ori *Leptochloa* (Gorham, 1987; Wieneke, Sarwar și Roeb, 1987; Bhatti *et al.*, 1993; Jesche *et al.*, 1995). În fine, mai puține studii au fost realizate asupra glandelor de la *Odysea* (Somaru, Naidoo și Naidoo, 2002), *Chloris* (Lipschitz *et al.*, 1974; Kobayashi *et al.*, 2007), *Prosopis* (Eshel și Waisel, 1965), *Phillyrea* (Tattini și Gucci, 1999), *Pappophorum* (Taleisnik și Anton, 1988), *Porteresia* (Ball și Dutt, 1986; Flowers *et al.*, 1990) sau *Eriochloa* (Arriaga, 2000).

Interesul uriaș manifestat pentru cunoașterea acestor glande, ca de altfel întreaga biologie a speciilor la care se întâlnesc, poate fi explicat prin faptul că multe din speciile enumerate mai sus au un potențial economic ridicat, unele dintre

ele putând fi folosite pentru ameliorarea suprafețelor salinizate, în vreme ce altele acumulează și secretă metale grele din sedimentele în care vegetează.

În cadrul familiei *Poaceae*, glandele epidermice bicelulare sunt cele mai caracteristice și apar la peste 30 de specii din triburile *Chlorideae*, *Eragrostae*, *Aeluropodeae*, *Pappophoreae*.

Una dintre cele mai simple structuri este cea bicelulară de la *Aeluropus littoralis* (fig. 149), formată dintr-o celulă bazală mare și o celulă terminală (cap) mică, având pereții cutinizați. Ca și la *Spartina*, glanda nu este afundată în epidermă, ci se află relativ deasupra acesteia. Structura ei este mai degrabă asemănătoare cu cea a unui păr, decât cu cea a unei glande.

La *Chloris gayana*, glanda este formată din trei celule, una colectoare mare, una pedicel și alta superioară, cu rol presupus a fi secretor (Waisel, 1972).

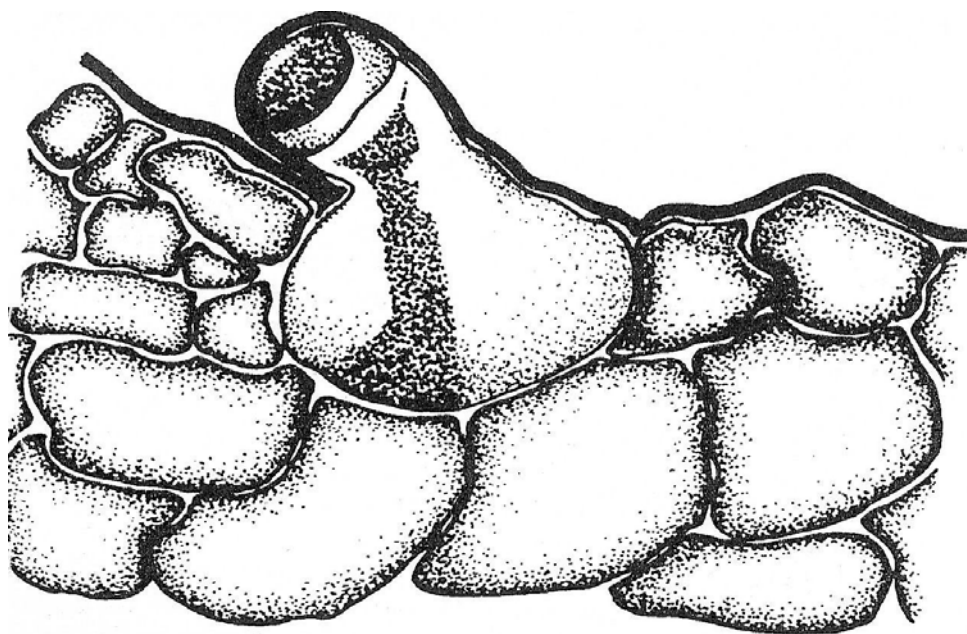


Fig. 149. Glandă secretoare de *Aeluropus littoralis* (după Waisel, 1972).

La *Spartina townsendii*, structura glandei este de asemenea bicelulară (fig. 150) (după Skelding și Winterbotham, 1939).

Levering și Thomson (1971) au cercetat ultrastructural glandele de la *Spartina foliosa*. Investigațiile lor au evidențiat faptul că glanda este formată din două celule: una bazală mare și alta apicală, cupuliformă, situată pe o proeminență a celulei bazale; aceasta din urmă este afundată în mezofilul foliar (fig. 151). Vârful celulei apicale se află de obicei situat la același nivel sau sub nivelul suprafeței externe a epidermei; în acest fel se formează o depresiune cilindrică între

celula apicală și cele 4 celule epidermice adiacente. Conform autorilor citați, celula apicală, cea bazală și cele patru celule epidermice adiacente formează *complexul glandular*.

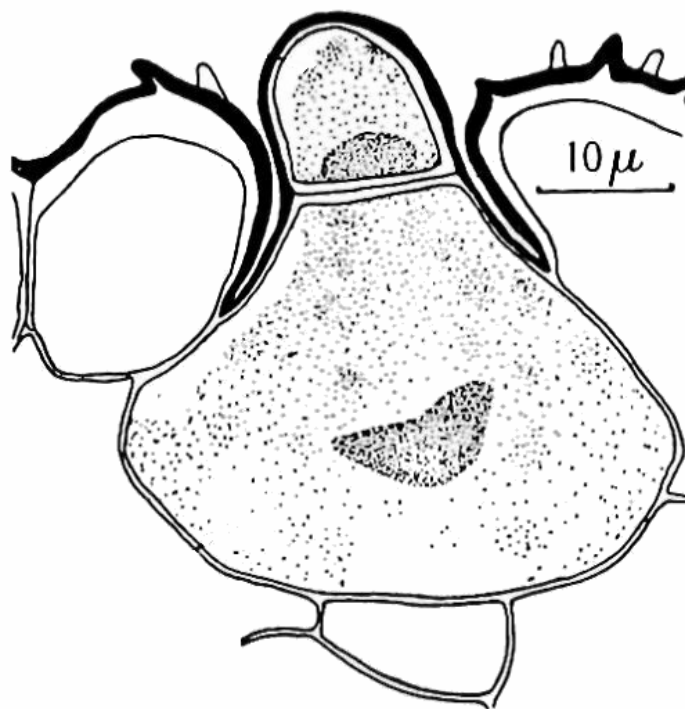


Fig. 150. Glandă secretoare de *Spartina townsendii*
(după Skelding și Winterbotham, 1939).

Pereții tuturor celulelor glandulare expuse atmosferei sunt acoperiți de un strat cuticular; cuticula care acoperă celula terminală (apicală) este în continuitatea celei care acoperă proeminența celulei bazale și a pereților laterali ai celulelor epidermice. Către vârful celulei terminale, cuticula formează un strat lax, cupuliform; celulele complexului glandular care sunt în contact cu celulele mezofilului nu sunt acoperite de cuticulă.

Peretele celulei bazale este asemănător, ca grosime, cu pereții celulelor mezofilului; la vârful celulei bazale, de-a lungul peretelui îngroșat care separă celula bazală de cea terminală, apar protuberanțe caracteristice.

Celula bazală prezintă o citoplasmă densă, organite numeroase, mai ales mitocondrii, fiind partiționată de un sistem membranar dublu.

Liphschitz și Waisel (1974) realizează un studiu aprofundat, dar cu rezultate expuse concis, în ceea ce privește structura glandelor salifere de la graminee. Ei au

scos în evidență faptul că glandele sunt prezente pe ambele fețe ale frunzei la speciile investigate, fiind dispuse în șiruri longitudinale paralele cu nervurile. Fiecare glandă este formată din două celule: una bazală și una terminală. Celula bazală este asimilată cu celula colectoare, în timp ce celulei terminale (superioare) i se atribuie funcție secretoare. Celulele conțin citoplasmă densă și un nucleu voluminos, dar sunt lipsite de o vacuolă centrală. Ambele celulele sunt prevăzute cu pereți cutinizați și suberificați. Cutinizarea este mai pronunțată la peretele extern al celulei secretoare și la pereții celulei inferioare, care mărginesc celulele epidermice adiacente. Pereții celulei bazale sunt lignificați în partea lor superioară, cum ar fi în regiunea „gâtului de sticlă” a glandei. Structura de bază a glandei se menține la toate speciile investigate. Totuși, apar și variații în ceea ce privește structura și funcționarea glandelor; acestea interesează atât forma celulei bazale, cât și pe cea a celulei secretoare (fig. 152, 153).

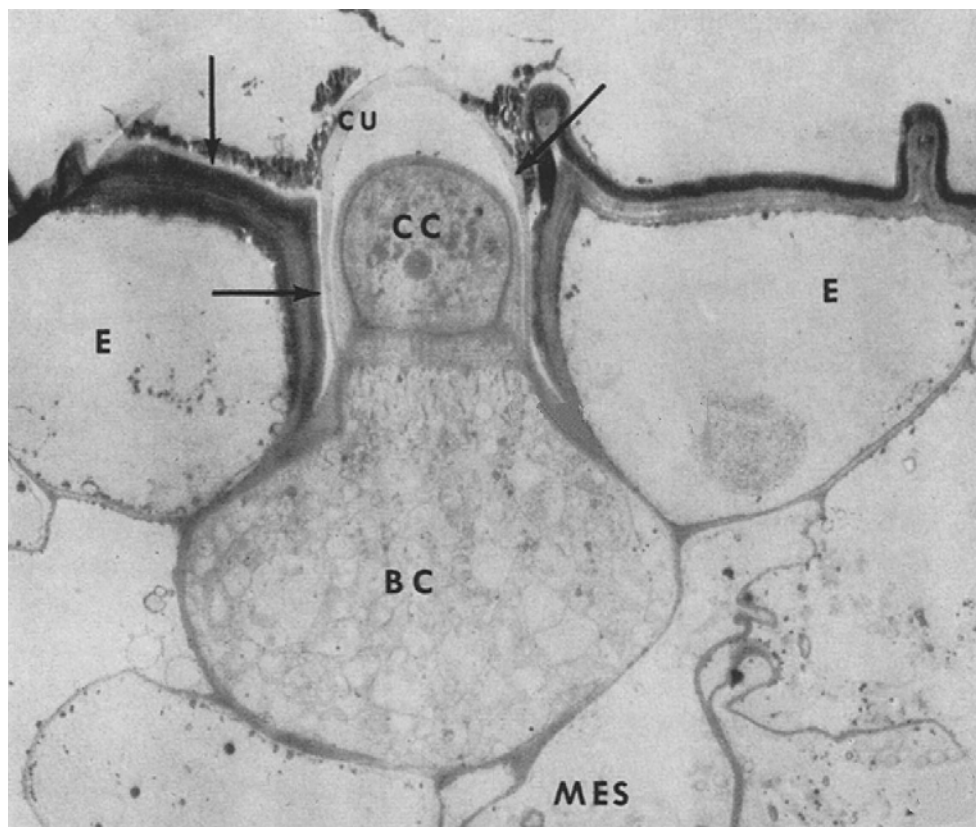


Fig. 151. Secțiune transversală prin glanda secretoare de *Spartina foliosa*: cu – cuticulă; BC – celulă bazală; CC – celulă terminală; E – celule epidermice; MES – mezofil; →, strat cuticular (după Levering și Thomson, 1971).

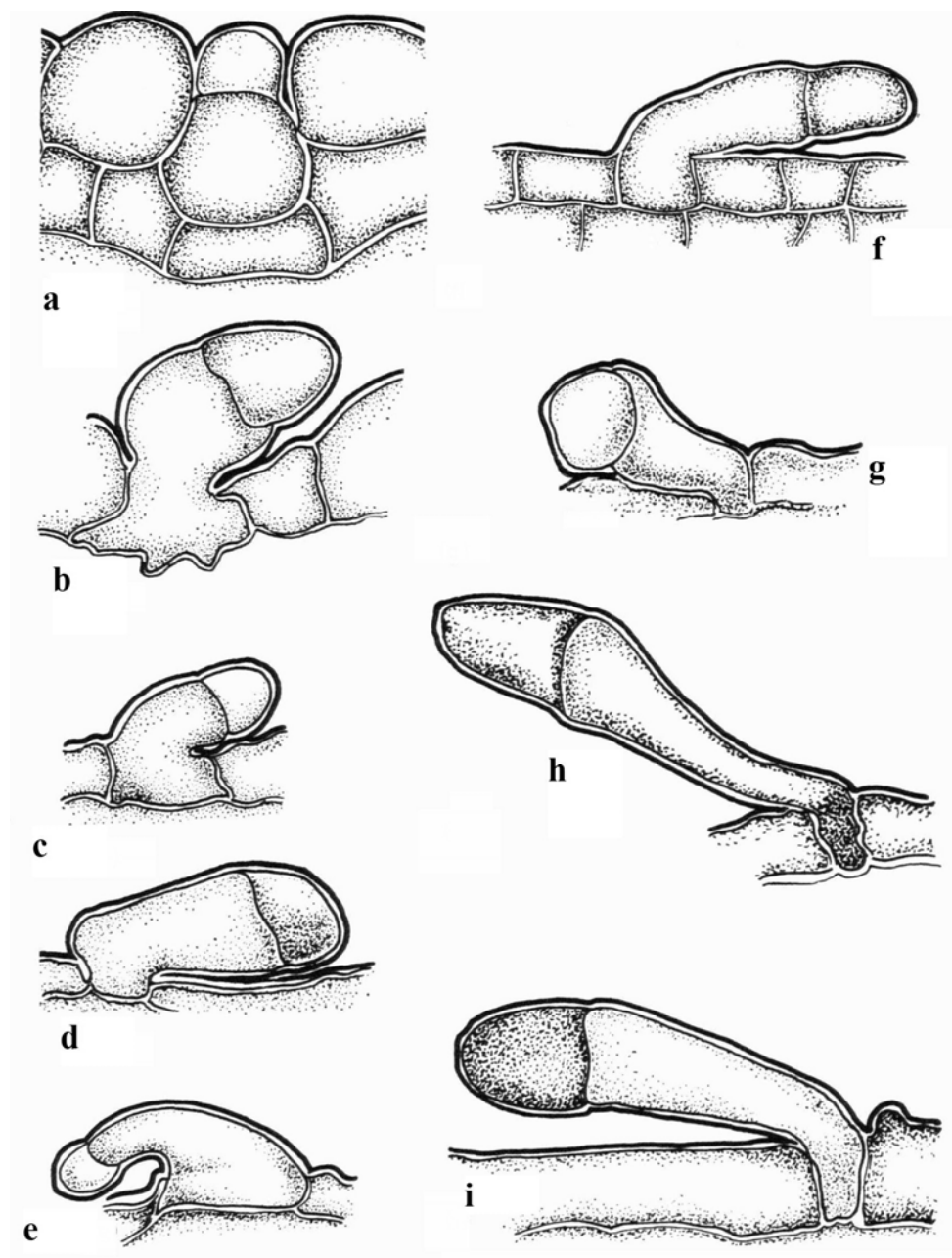


Fig. 152. Glande secretoare la diferite specii de poacee: a – *Spartina townsendii*; b – *Tetrapogon mossambicensis*; c – *T. tenellus*; d – *T. villosus*; e – *Dinebra aegyptiaca*; f – *Buchloe dactyloides*; g – *Bouteloua barbata*; h – *B. eripoda*; i – *B. gracilis* (după Liphshitz și Waisel, 1974).

S-a constatat că unele glande sunt afundate în epidermă (*Spartina*), altele sunt localizate deasupra nivelului celulelor epidermice (*Bouteloua*). Există și forme de tranziție între acestea, adică glande semi-afundate (*Coelachyrum*, *Dinebra*, *Tetrapogon*) (fig. 154); la unele specii, glanda are aspectul unui păr, cu celula secretoare îngustă și alungită, situată deasupra bazei înguste (*Bouteloua*, *Tetranche dregei*) (fig. 155).

Glande afundate apar și la *Sporobolus*, iar glande în formă de păr, la *Crypsis*.

S-a demonstrat că, la expunere cu NaCl, conținutul de sodiu s-a mărit în glandă, iar cel de potasiu a fost stopat; secreția clorului depinde de durata expunerii la tratament. Speciile cu glande afundate, cu celulă bazală mare, ovală, par să secrete mai multă sare decât speciile cu glande în formă de păr, care au celulă bazală îngustă și o celulă secretoare alungită.

Toate aceste observații au fost puse în legătură cu habitatele și distribuția speciilor. Trebuie precizat că secreția sărurilor apare de cele mai multe ori atunci când plantele sunt expuse unor condiții de habitat saline. Atunci când plantelor nu li se adaugă în mediu NaCl, secreția nu are loc. În aceste condiții, glandele pot fi confundate cu perii, mai ales atunci când sunt formate dintr-o celulă bazală și o celulă secretoare alungită.

Credem că această observație a autorilor sus citați este deosebit de interesantă și poate explica de ce uneori alți autori nu au identificat glande la specii de graminee.

Dar, și mai interesante sunt posibilele deducții care se desprind de aici. Existența glandelor salifere pe frunzele speciilor de *Chlorideae* sugerează că triburile menționate mai sus au evoluat din strămoși foarte apropiați sau comuni; unii dintre aceștia trebuie să fi ocupat habitate saline. Situația se pune în legătură cu faptul că, experimental, creșterea plantelor se îmbunătățește dacă speciilor li se administrează un adaus salin. Asemenea observații sugerează că toate speciile acestui trib trebuie să fi avut glande salifere. Se poate ca unele glande să fi evoluat în direcția microperilor la acele specii care au migrat în medii nesaline. Astfel, existența glandelor semiafundate la plantele care ocupă în prezent habitate nesaline ar putea sugera că schimbarea caracterului halofitic spre cel glicofitic ar fi avut loc relativ recent.

Anderson (1974) a investigat histo-anatomic mai multe specii de halofite din familia *Poaceae*. La *Spartina alterniflora* (fig. 156), glandele sunt localizate pe ambele epiderme ale limbului foliar, dar sunt mai numeroase la lui fața lui adaxială. Structura acestora este cea cunoscută: o celulă bazală voluminoasă, terminată sub nivelul epidermei și una terminală mai mică, proeminând deasupra epidermei (fig. 157).

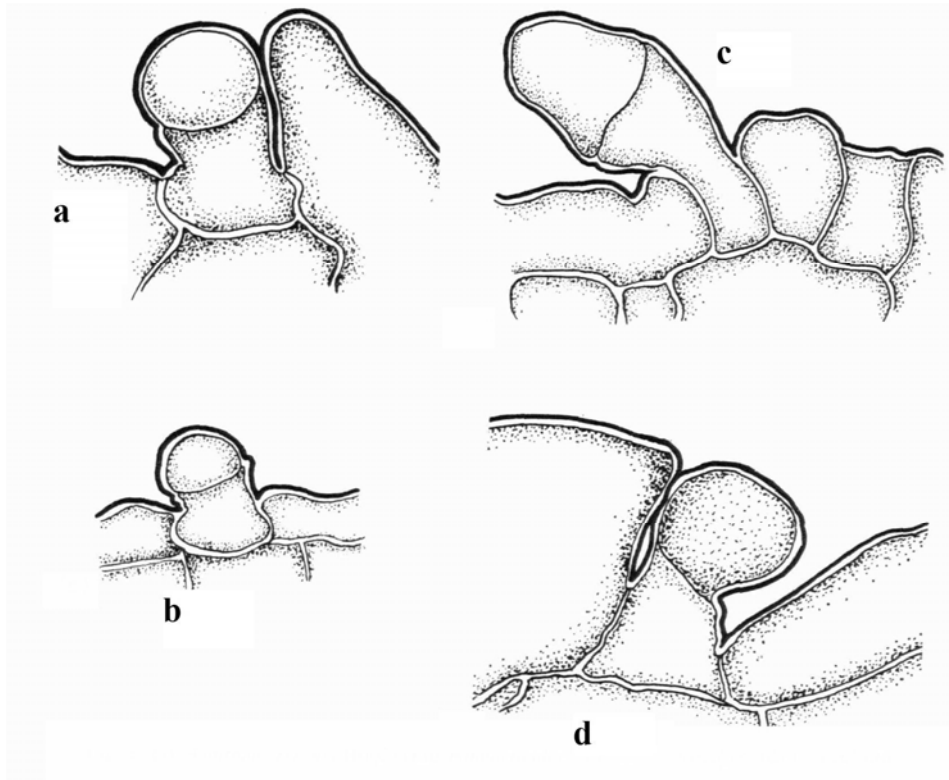


Fig. 153. Glande secretoare la diferite specii de poacee: a – *Aeluropus repens*; b – *Crypsis minuartioides*; c – *C. faktorouskyi*; d – *C. aculeata* (după Liphshitz și Waisel, 1974).



Fig. 154

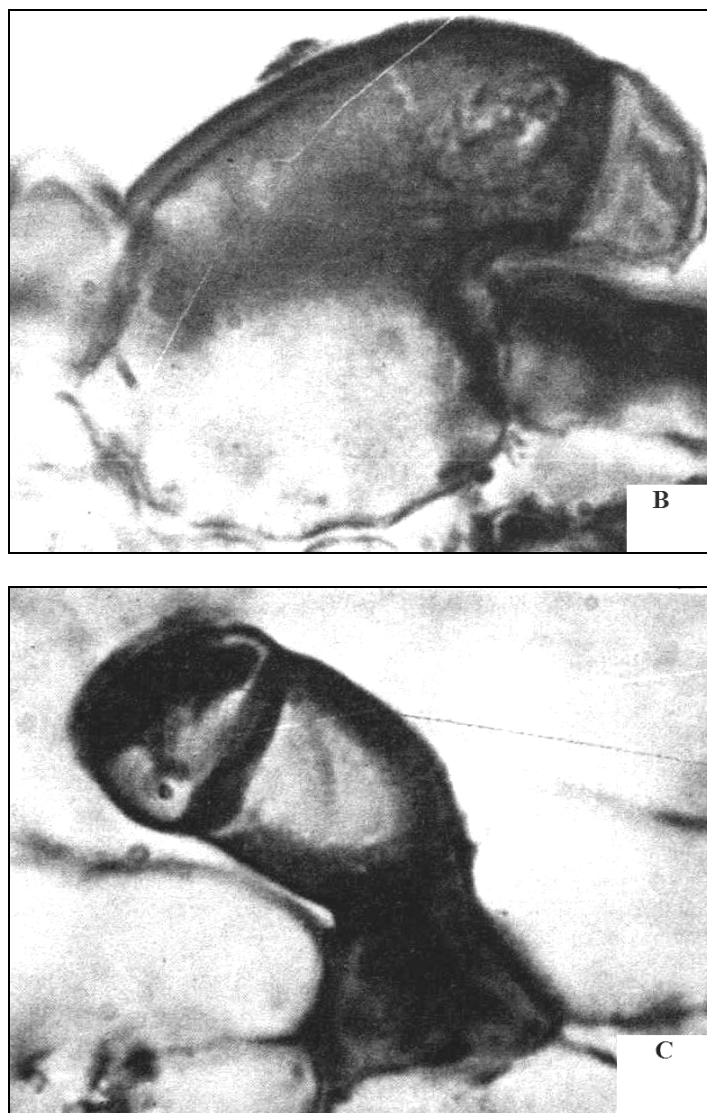


Fig. 154. Glande la diferite specii de poacee: A – *Coelachyrum brevifolium*; B – *Dinebra retrofleya*; C – *Tetrapogon spathulata* (după Liphshitz și Waisel, 1974).

Glande au fost evidențiate și la *Spartina patens* (fig. 158), ele fiind foarte asemănătoare ca structură (fig. 159) cu cele de la *S. alterniflora*.

La *Distichlis spicata* (fig. 160), glandele (fig. 161) sunt formate dintr-o celulă bazală în formă de clopot, cu un nucleu mare și cu citoplasmă densă. Când plantele sunt cultivate în sere, frunzele acestei specii secretă picături de lichid care cristalizează ulterior în cristale saline.

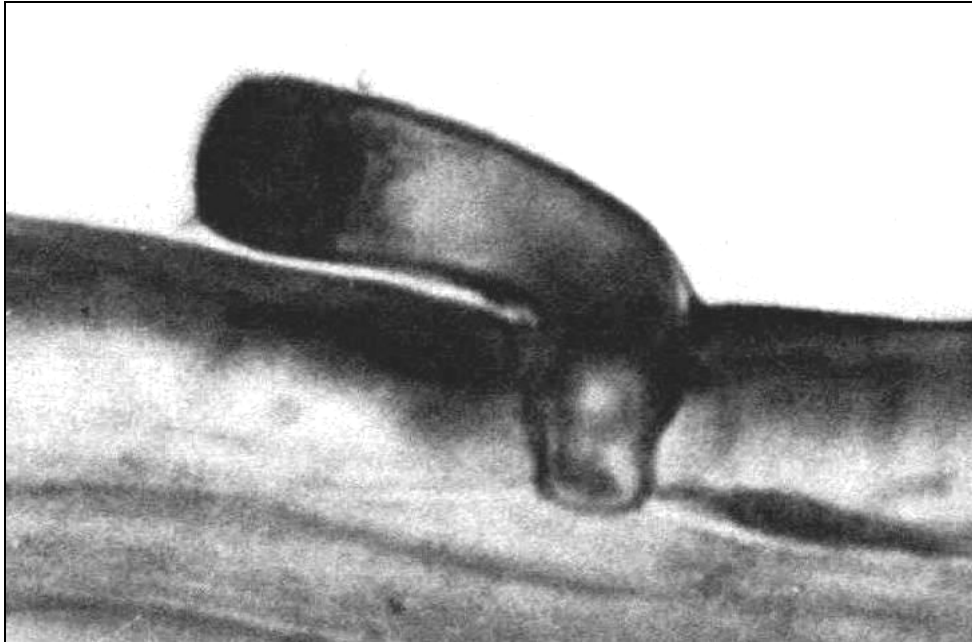
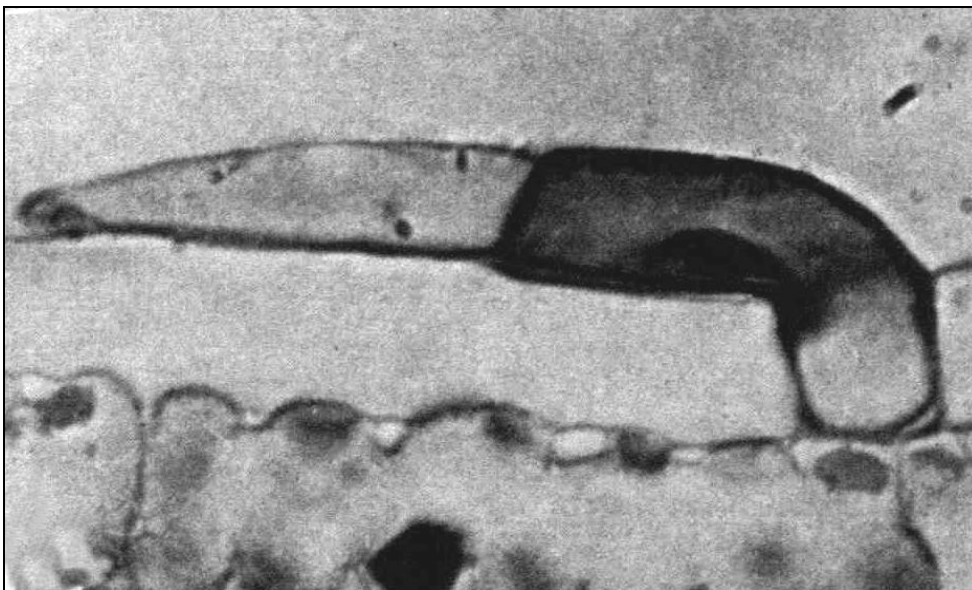
**a****b**

Fig. 155. Glande secretoare de *Tetranche dregei* (a) și *Bouteloua curtipendula* (b)
(după Liphshitz și Waisel, 1974).

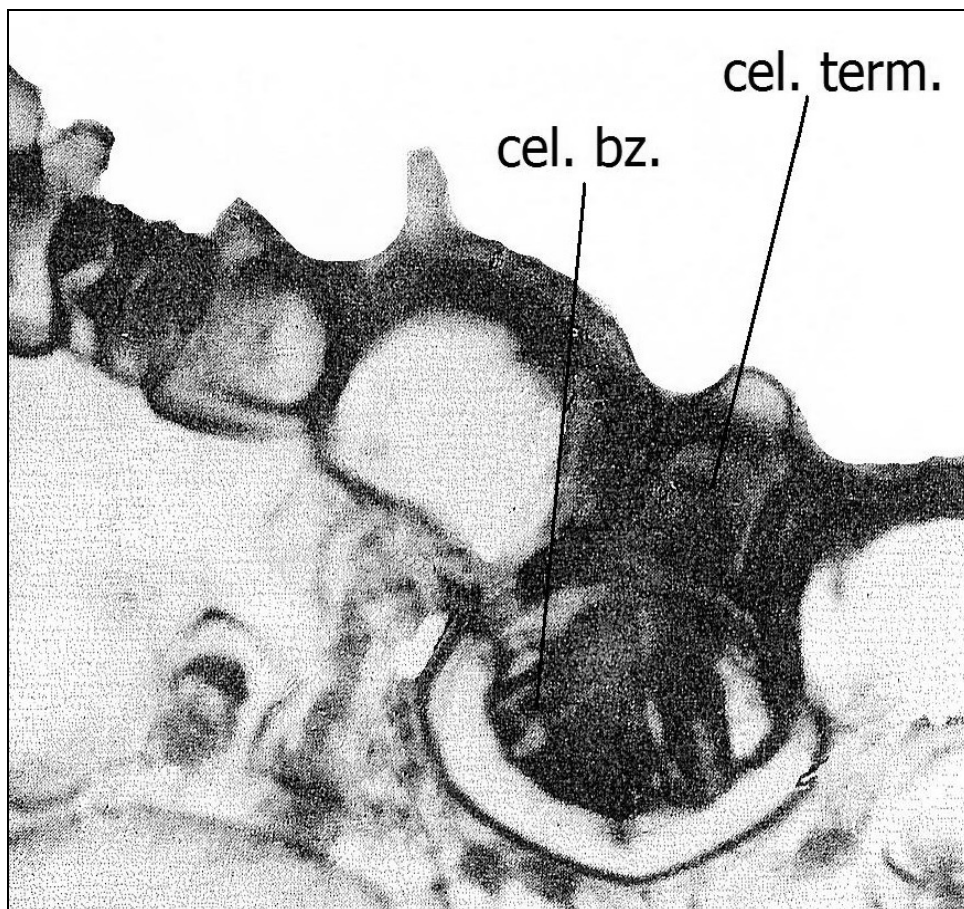


Fig. 156. Glandă saliferă din structura frunzei de la *Spartina alterniflora*: cel. bz. – celulă bazală; cel. term. – celulă terminală (după Anderson, 1974).

Ramati, Liphshitz și Waisel (1976) au investigat structura și activitatea glandelor la *Sporobolus arenarius*. Acestea sunt formate din două celule: o celulă terminală cupuliformă și o celulă bazală afundată în epidermă (fig. 162). Ambele celule sunt lipsite de vacuolă mare, centrală, conținând o citoplasmă densă și nuclei mari. Cuticula acoperă celula terminală și regiunea îngustată a celulei bazale, dar nu există un strat cuticular care să separe celula bazală de celulele învecinate. Cuticula formează un „acoperiș” cupuliform în vârful celulei terminale, prin intermediul căruia soluția salină este eliminată la exterior.

S-a demonstrat că și la o specie de orez sălbatic, *Porteresia coarctata*, secreția sărurilor reprezintă un factor important în echilibrul sărurilor din frunze (Flowers T. J., Flowers S. A., Hajibagheri, Yeo, 1990).



Fig. 157. *Spartina alterniflora* : a – partea bazală a plantei; b- porțiune centrală a plantei;
c – parte terminală a plantei; d – ligulă; e – spiculeț
(după Correl și Correl, 1972).



Fig. 158. *Spartina patens*: a – aspect general; b – ligulă; c – spiculeț
(după Corell și Corell, 1972).

Acest mecanism de secreție are loc cu ajutorul perilor secretori, care sunt uneori bifurcați, localizați la fața adaxială a frunzei. Ei proemină deasupra epidermei, sunt unicelulari, cu o vacuolă electronodensă și acoperiți de cuticulă (fig. 163).

S-a demonstrat experimental că, în condițiile salinizării, numărul acestor peri secretori crește. O dată cu creșterea concentrației externe de săruri se mărește și concentrația vacuolară de sodiu și clor; aceasta este mai ridicată decât cea a celulelor mezofilului. Analizele cu raze X au confirmat faptul că, la nivelul perilor plantelor expuse, NaCl și raportul Na:K a fost mai mare decât în celulele mezofilului, și anume 7:3, spre deosebire de 0:9, în condițiile unei salinități de 100 mM NaCl.

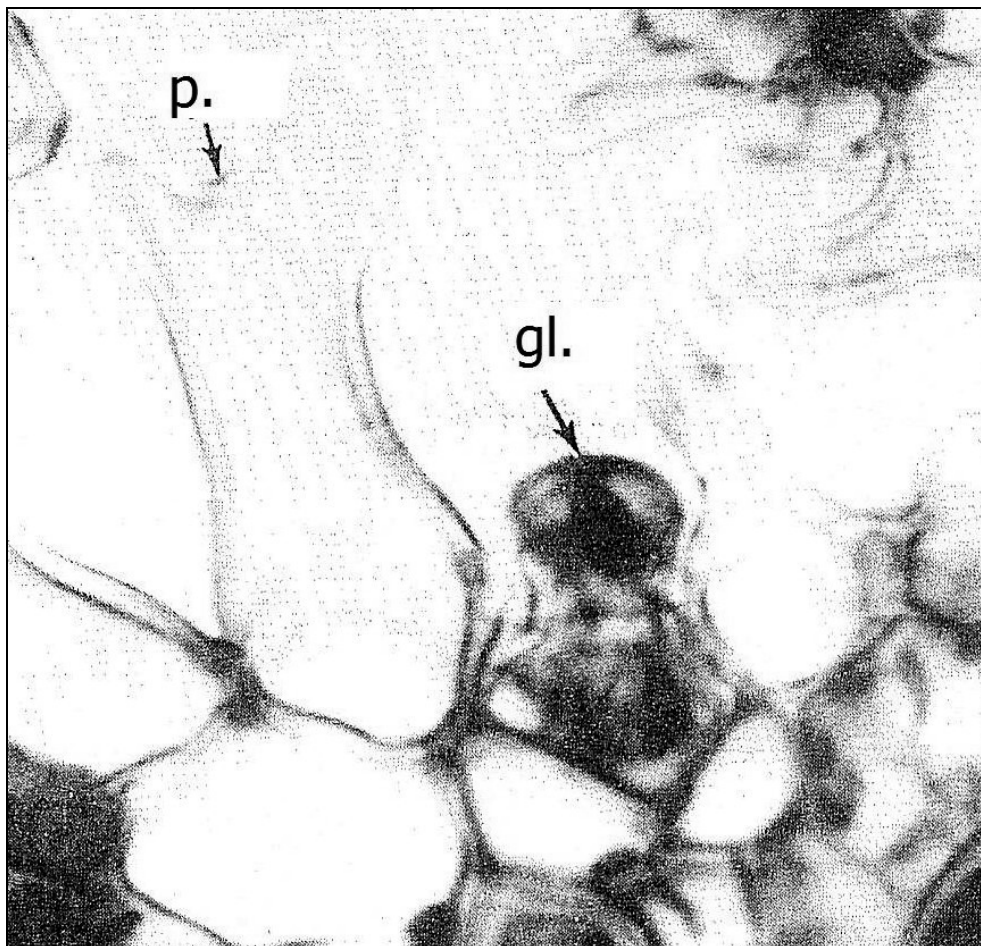


Fig. 159. Glandă saliferă (gl.) din structura frunzei de la *Spartina patens*:
p. – papilă (după Anderson, 1974).



Fig. 160. *Distichlis spicata*: a – culm, tecile frunzei și baza limbului; b, f – aspect general al plantei cu spic; c – spiculeț femel; d – spiculeț mascul; e – cariopsă matură, dură; g – floare masculă; h – floare femelă; i – teaca frunzei, baza limbului și ligulă ciliată (după Correl și Corell, 1972).

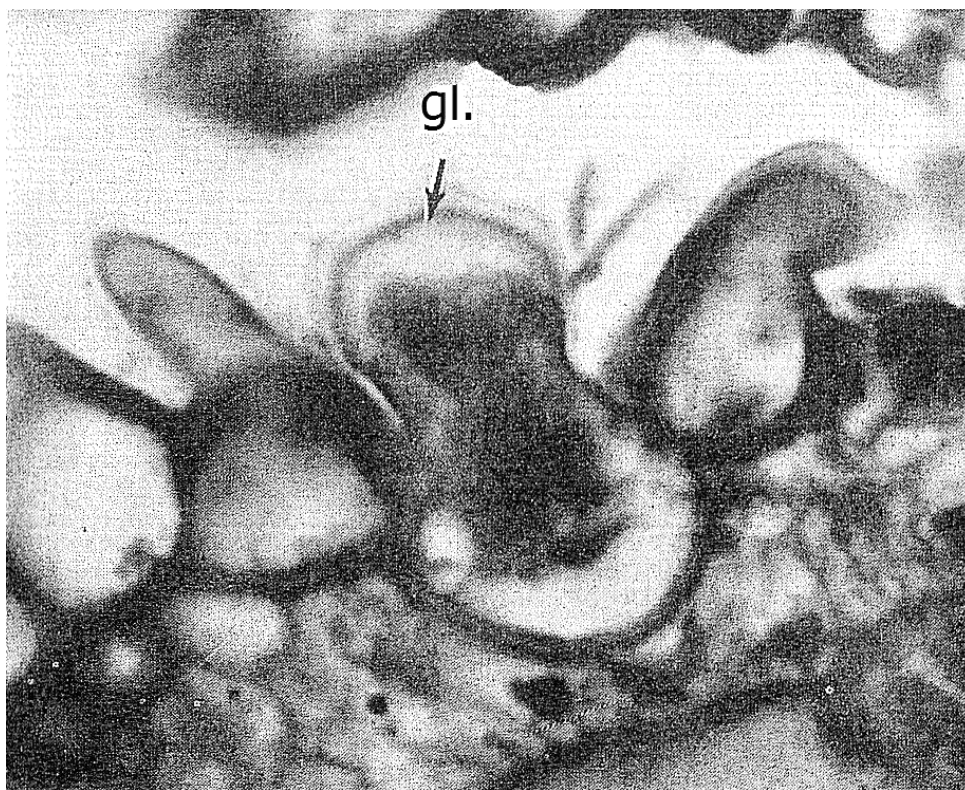


Fig. 161. Glandă saliferă (gl.) din structura frunzei de *Distichlis spicata* (după Anderson, 1974).

Putem astfel să „consemnăm” cea mai simplă structură a unei formațiuni secretoare de săruri, și anume una unicelulară; nu se poate vorbi de o celulă bazală și una secretoare.

Nu se știe, însă, dacă acești peri eliberează ionii prin simpla lor strivire (colapsare), ca în cazul perilor de la specii de *Atriplex*, sau dacă o asemenea formațiune este capabilă să asigure, pur și simplu, secreția ionilor. Cert este că sărurile secretate de aceste glande reprezintă o proporție însemnată din ionii care ajung la nivelul frunzei.

Rămânând în același context al observațiilor, iată că și Skelding și Winterbotham (1939), atunci când studiază formațiunile secretoare de la *Spartina townsendii*, folosesc termenul de hidatode, și nu pe cel de glandă.

Firește, nu este vorba despre hidatode și glande la aceeași specie, ci numai despre glande care sunt numite încă hidatode. Deși se precizează destul de clar și fără echivoc faptul că „hidatodele secretă o soluție de săruri, care conține în principal NaCl [...]” (lucr. cit. p. 78).

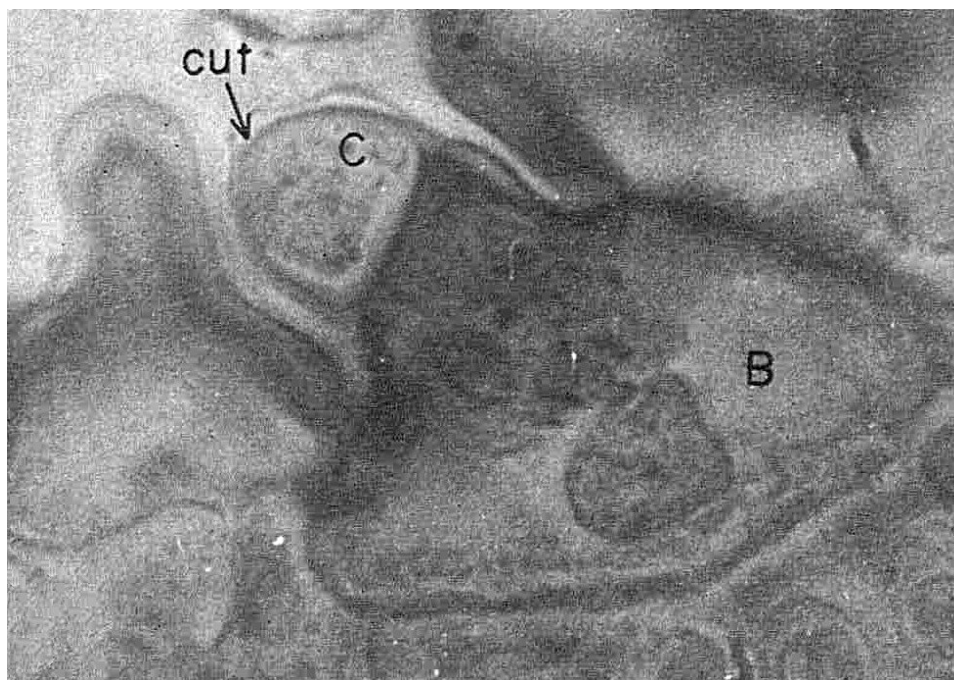


Fig. 162. Structura glandei salifere de *Sporobolus arenarius*: cut – cuticulă; B – celulă bazală; C – celulă terminală (după Ramati, Liphshitz și Waisel, 1976).

Glandele sunt deci structuri epidermice, răspândite pe ambele fețe ale limbului foliar (fig. 164), nefiind în contact direct cu sistemul conducător al plantei¹⁵. Se găsesc întotdeauna în contact cu țesutul asimilator la fața adaxială, iar la fața abaxială sunt separate de acesta doar printr-un strat de celule mari, incolore.

Glanda matură cuprinde 4 celule epidermice, aranjate în așa fel încât lasă o deschidere cilindrică în epidermă (deschiderea glandei) și o structură specializată formată din 2 celule, care constituie, de fapt, glanda propriu-zisă.

Celula bazală este mare, atașată de cele 4 celule epidermice vecine, dar este afundată în mezofilul frunzei, astfel încât lasă o mică depresiune cilindrică deasupra ei. Aceasta este delimitată de un „cadru” format din pereții a 2 celule epidermice din același șir longitudinal și de o porțiune din pereții laterali ai celulelor epidermice din șirurile vecine.

Celula superioară, din vârful glandei, este celula „cap” și poate fi privită ca o prelungire în continuarea peretelui celulei bazale; în plus, pe lângă alipirea la celula bază, ea este destul de liberă în deschiderea glandei (fig. 165).

¹⁵ Să ne reamintim cu această ocazie faptul că hidatodele active nu sunt în contact cu sistemul vascular al plantei (Haberlandt, 1914).

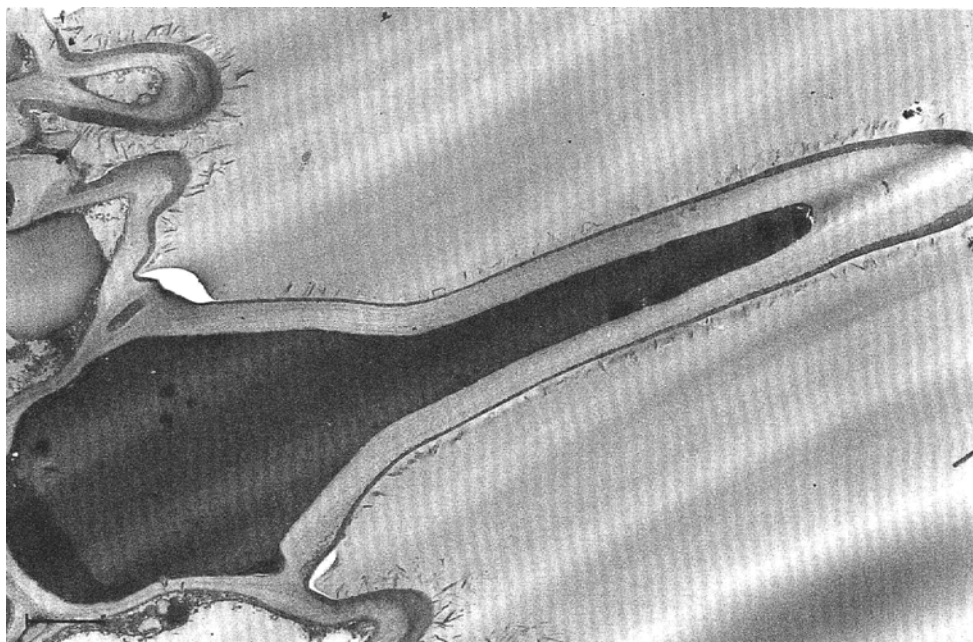


Fig. 163. Păr secretor de *Porteresia coarctata* (după Flowers *et al.*, 1990).

Autorii oferă, de asemenea, informații referitoare la dezvoltarea glandei. Astfel, cele două tipuri de celule ale glandei provin dintr-o singură celulă epidermică inițială, care se deosebește de celelalte celule epidermice chiar de când frunza tânără se află în mugur. Glanda inițială se dezvoltă mai rapid decât celelalte celule epidermice și își datorează forma lărgirii părții bazale în mezofil și proiecției părții externe la exteriorul suprafeței epidermei. Nucleul este de regulă mare (fig. 166 a).

Nucleul celulei inițiale suferă o diviziune mitotică normală (fig. 166 b,c,d), un nucleu fiu rămâne în regiunea bazală a glandei tinere, iar celălalt trece în regiunea cea mai externă a glandei. În timpul citocinezei, care urmează imediat cariocinezei, peretele celular format în planul suprafeței frunzei pătrunde sub forma unei protuberanțe în celula inițială, pentru a forma celula secretoare (fig. 166 d,e). Celula bazală crește rapid și curând capătă forma și mărimea finală, însă celula secretoare crește destul de puțin după diviziunea celulară. La puțin timp după diviziunea celulară, deschiderea hidatodei pare să fie rezultatul supracreșterii celulelor epidermice și a adâncirii celulelor glandulare în țesutul frunzei, până ce celula secretoare nu mai proemină deasupra epidermei (fig. 150).

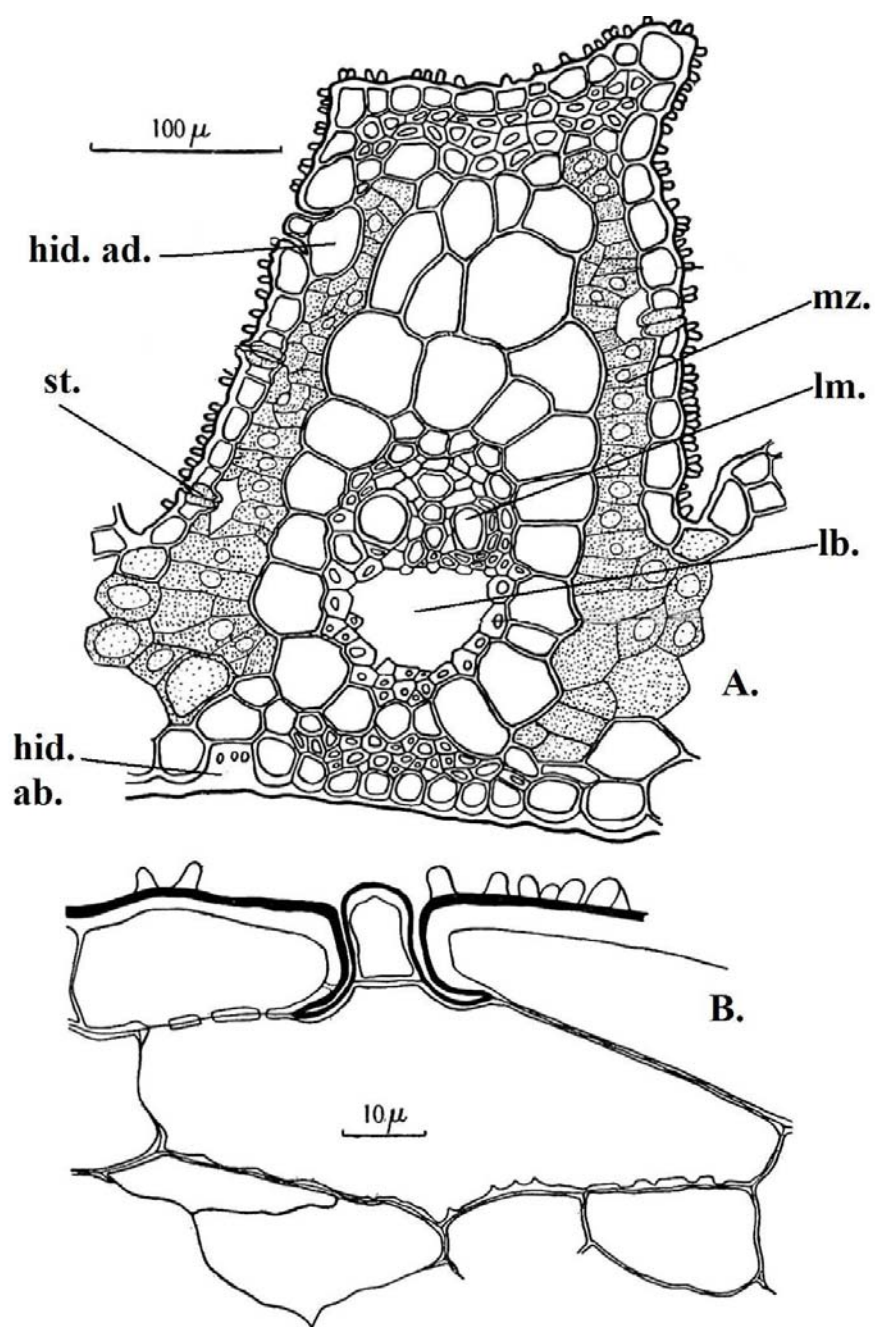


Fig. 164. *Spartina townsendii*: A – localizarea hidatodelor pe cele două fețe ale limbului foliar; B – hidatodă mărită; hid. ad. – hidatodă adaxială; hid. ab. – hidatodă abaxială; lb. – liber; lm. – lemn; mz. – mezofil; st. – stomată (după Skelding și Winterbotham, 1939).

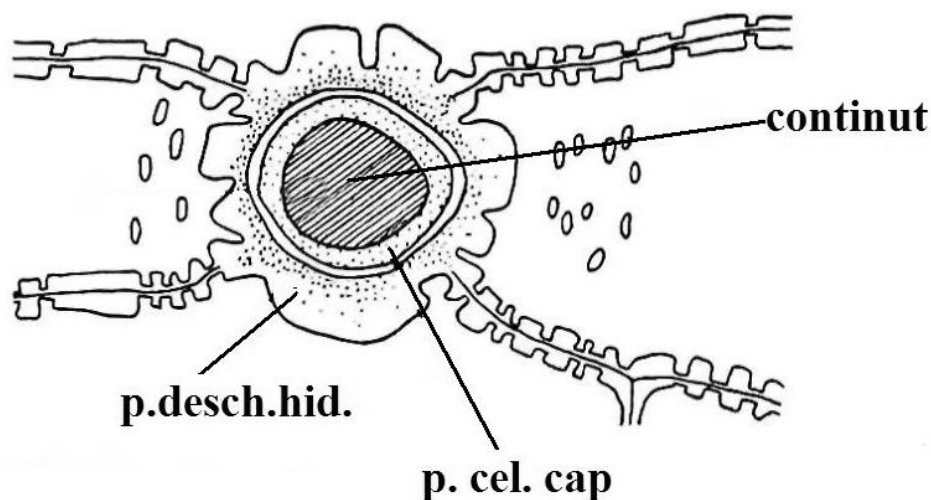


Fig. 165. *Spartina townsendii*: epiderma foliară cu glanda văzută de față; p. desch. hid. – peretele deschiderii hidatodei; p. cel. cap – peretele celulei cap (secretoare) (după Skelding și Winterbotham, 1939).

Din punct de vedere **ultrastructural**, glandele poaceelor au fost studiate de mai mulți autori. Glanda de la *Spartina* (fig. 167, 168) se încadrează într-o categorie aparte, față de cea menționată la genurile *Limonium*, *Tamarix*, *Frankenia* și după, cum vom mai discuta, față de cea de la *Atriplex*.

Levering și Thomson (1971) au arătat că fața externă a glandei este acoperită de o cuticulă groasă, dar că pereții celulei bazale nu sunt cutinizati. Cuticula se bombează la exteriorul celulei cap, formând o cavitate între ea și peretele celulei secretoare. Au mai fost observate benzi fine, electronodense, de-a lungul cuticulei, sugerând existența unor mici pori. Peretele celulei secretoare este relativ gros, fiind destul de compact în apropierea plasmalemei, și mult mai difuz în porțiunile externe. Plasmodesmele apar în peretele gros dintre celula bazală și celula secretoare, precum și între celula bazală și celulele mezofilului. Nu au fost observate plasmodesme în peretele dintre celula bazală și celulele epidermice adiacente.

Nucleul celulei bazale este destul de mare. Plastidele conțin plastoglobuli, stromă densă și câteva vezicule periferice. Au fost observați, de asemeni, dictiozomi, ribozomi și reticul endoplasmic. Caracteristica esențială a celulei secretoare este nucleul mare și citoplasma densă, care conține mitocondrii și plastide cu plastoglobuli.

Și speciile genului *Zoysia* prezintă glande secretoare de săruri; speciile acestui gen sunt considerate ca fiind tolerante la salinitate (Beard, 1973; Harivandii *et al.*, 1992). De altfel, tocmai prezența acestor structuri secretoare de săruri este

considerată ca una din strategiile majore ce permit rezistența la salinități ridicate. S-a și demonstrat, de altfel, că această toleranță la stresul salin este corelată pozitiv cu secreția sărurilor și cu densitatea glandelor (Marcum, Anderson și Engelke, 1998). Ultimii autori citați au realizat un studiu privind secreția glandelor de la specii ale genului *Zoysia*. S-a constatat că acestea sunt structuri proeminente la suprafața epidermei, fiind dispuse, în șiruri longitudinale, în vârful unor creste epidermice, printre șirurile de stomate. Glandele apar de regulă izolate sau în grupe de câte trei, cum ar fi la *Z. tenuifolia*. Ele sunt formate dintr-o celulă bazală puternic vacuolizată și o celulă terminală necutinizată; glandele sunt înconjurate de numeroase papile (fig. 169a–e).

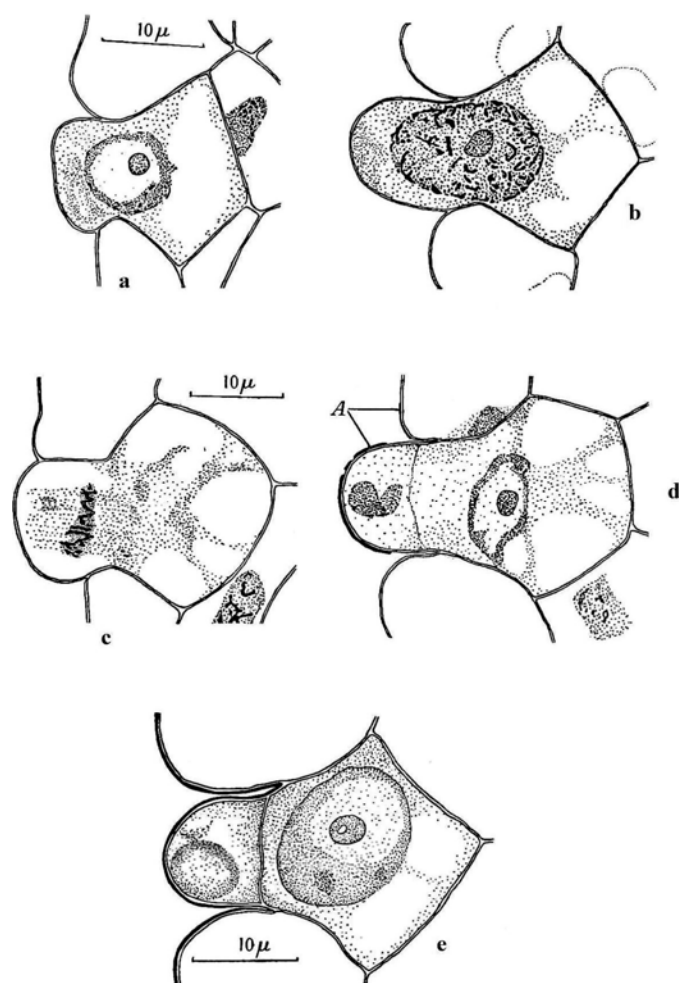


Fig. 166. *Spartina townsendii*: stadiile de dezvoltare a glandei salifere (după Skelding și Winterbotham, 1939).

Glande cu structură asemănătoare (bicelulare) au fost evidențiate și la taxoni din tribul *Chloridoideae* (fig. 170). Și la acești reprezentanți, toleranța la săruri a putut fi corelată pozitiv atât cu prezența și activitatea glandelor secretoare de săruri, cât și cu acumularea în celule a glicinbetainei (Marcum, 1999).

Studiul sus-amintit a relevat faptul că secreția ionilor de Na^+ și Cl^- de către glandele salifere este strâns corelată cu parametri ce se referă la toleranța la săruri, cum ar fi: gradul de afectare a frunzei de cloroză și lungimea rădăcinii. Concluziile studiului au subliniat faptul că prezența acestor glande secretoare foliare reprezintă un mecanism major în asigurarea toleranței la săruri a tuturor taxonilor din tribul *Chloridoideae*.

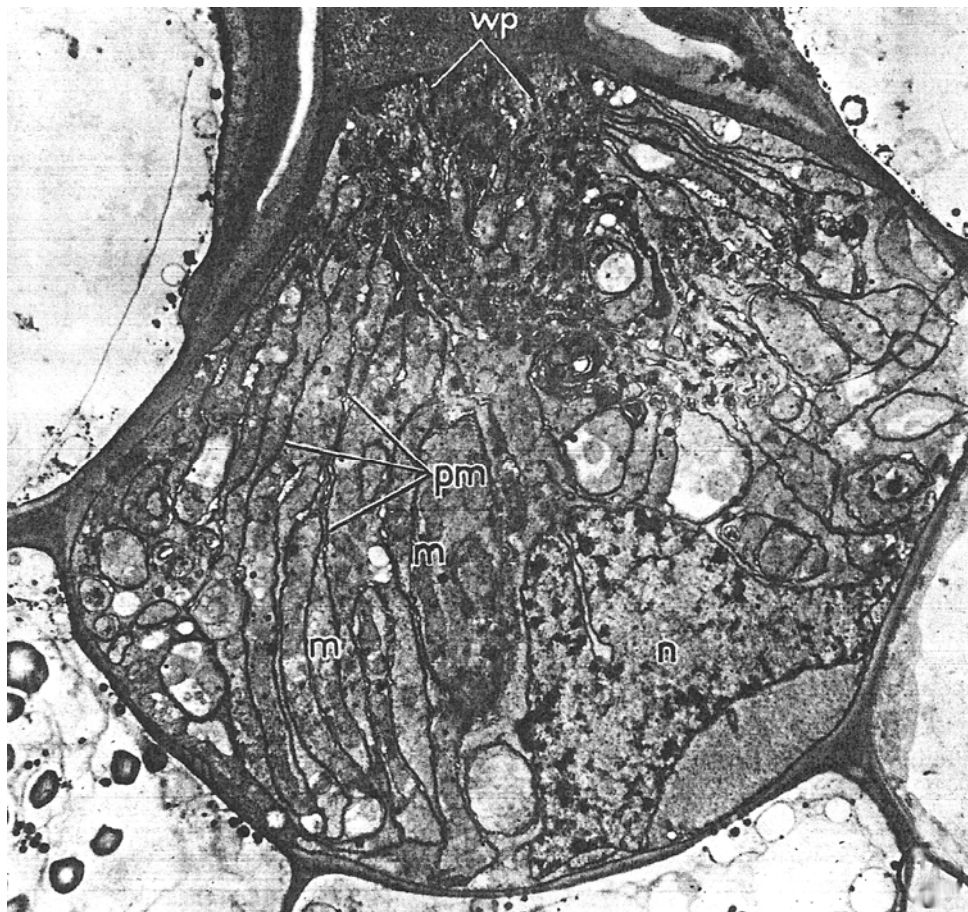


Fig. 167. *Spartina townsendii*: celula bazală a glandei secretoare: m – mitocondrie; n – nucleu; pm – membrane „partiționante”; wp – protuberanță a peretelui (după Levering și Thomson, 1971).

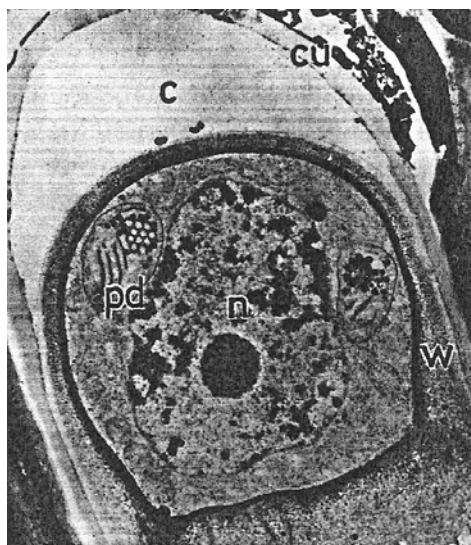


Fig. 168. *Spartina townsendii*. Celula secretoare a glandei: c – cavitate colectoare; cu – cuticulă; pd – plastid; n – nucleu; w – perete (după Thomson, 1975).

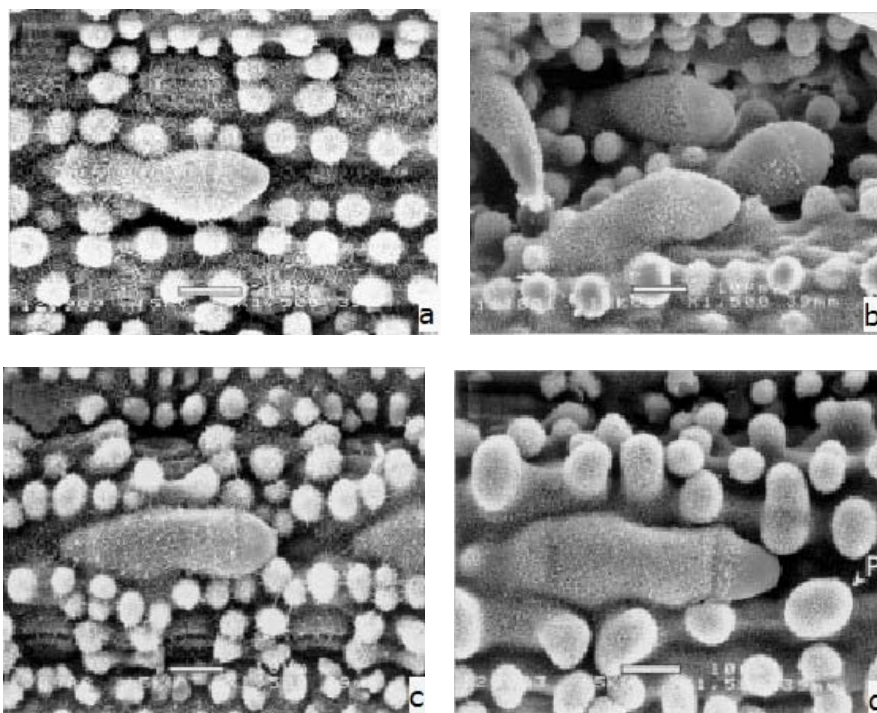


Fig. 169

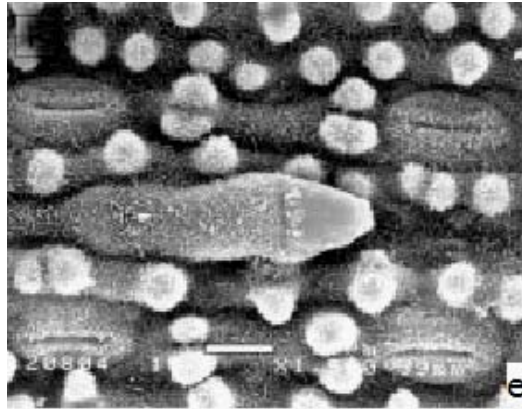


Fig. 169. Glande secretoare de săruri la *Zoisia japonica* (a), *Z. tenuifolia* (b), *Z. matrella* (c), *Z. macrostachya* (d) și *Z. sinica* (e) (după Marcum, Anderson și Engelke, 1998).

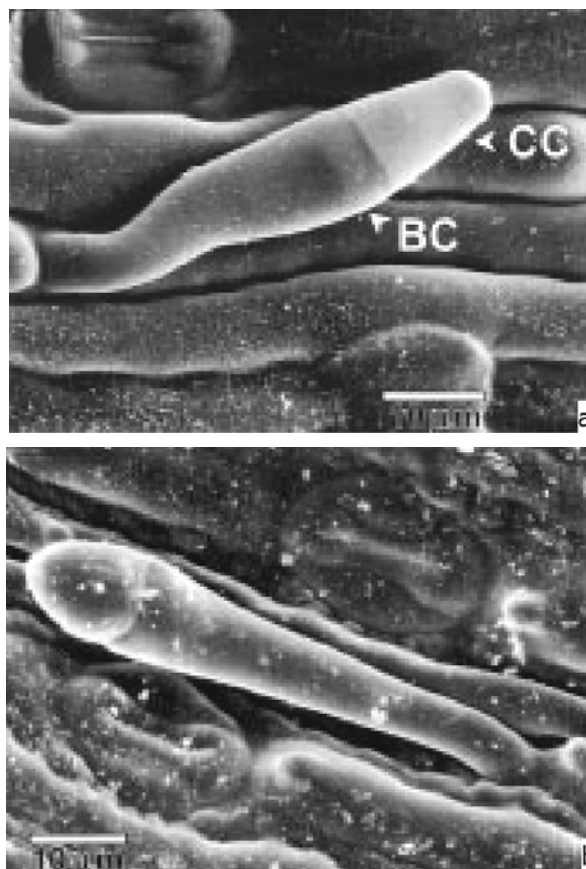


Fig. 170

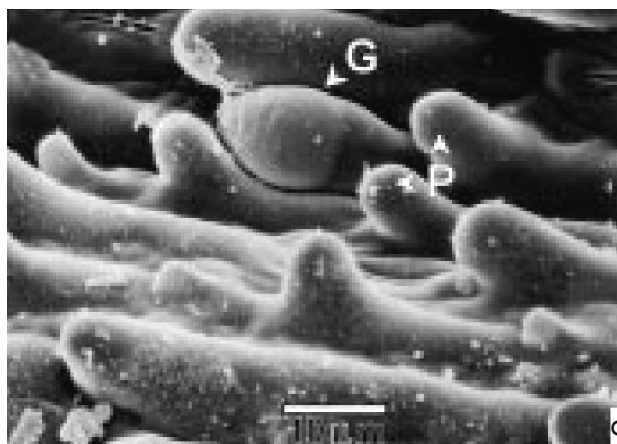


Fig. 170. Glande secretoare la *Bouteloua curtipendula* (a), *Buchloë dactyloides* (b) și *Cynodon dactylon* (c) (după Marcum, 1999).

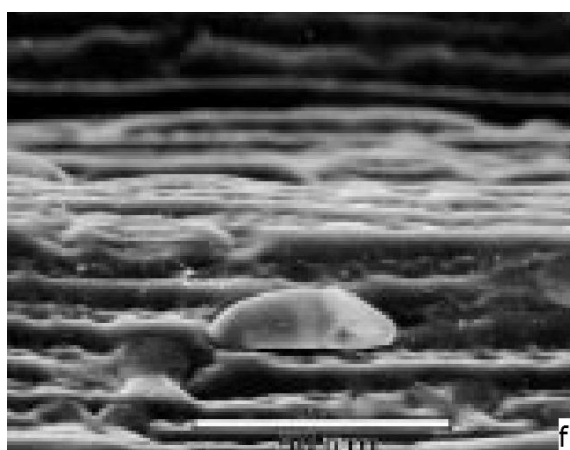
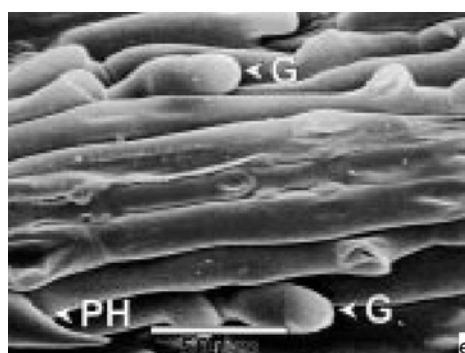
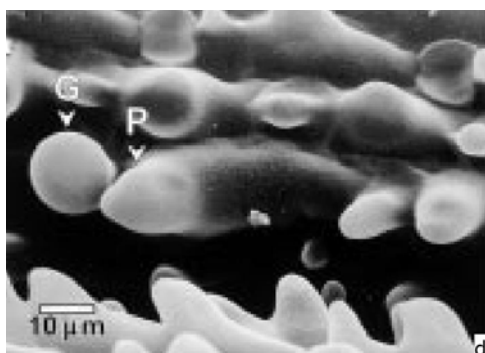


Fig. 170

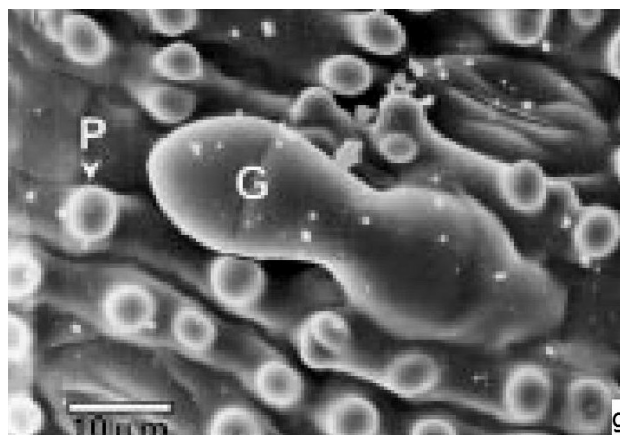


Fig. 170 (continuare). Glande secretoare la *Distichlis spicata* (d), *Sporobolus airoides* (e), *Sporobolus cryptandrus* (f) și *Zoisia japonica* (g) (după Marcum, 1999).

Arriaga (2000) a evidențiat glande salifere la specii de *Eriochloa*, punând în discuție și posibilele implicații pentru sistematica și evoluția acestui gen. Glandele sunt localizate pe culm, imediat sub inflorescență, reprezentând un tip morfologic nou, diferit de cel graminoid (microperei), descris anterior de alți cercetători (Liphschitz și Waisel, 1982; Oross și Thomson, 1982; Amarasinghe și Watson, 1988). Glandele de la *Eriochloa* sunt asemănătoare cu macroperei întâlniți de regulă la acest gen, dar sunt mai lungi (peste 700 μm), având o structură bicelulară. Glanda are o celulă bazală rotunjită, afundată în clorenchim și o celulă apicală (terminală) alungită. Pereții ambelor celule sunt intens cutinizați. În jurul reginuii bazale a celulei bazale există un țesut specializat, *țesutul endodermal*¹⁶, având pereții celulari intens cutinizați. La vârful celulei terminale (apicale) se formează o cameră colectoare, între peretele extern și cuticulă, cu un por în zona distală, care se deschide atunci când presiunea hidrostatică din camera colectoare crește.

Astfel de structuri secretoare au fost descrise la *E. montevidensis*, *E. pseudoacrotricha*, *E. punctata*, *E. distachya*, *E. tridentata*, *E. boliviensis*, *E. grandiflora* și *E. nana*.

Microanalizele efectuate cu raze X au evidențiat următoarele elemente prezente în glandă: sodiu, magneziu, fosfor, sodiu, clor și potasiu, ultimele două fiind elementele principale. S-a constatat o creștere în concentrația elementelor din regiunea endodermală către cea apicală a glandei. Localizarea glandelor coincide cu zona de maximă dezvoltare a structurii de tip Kranz (zonă de mare eficiență a

¹⁶ *Endodermal tissue*, în original, ceea ce poate fi o formulare confuză, care ne poate duce cu gândul la endodermă; credem că expresia este folosită în scopul sublinierii analogiei dintre unele celule secretoare cu pereți intens cutinizați și celulele cu benzile caspariene ale endodermei rădăcinii, de asemenea cutinizați; a se vedea și comentariile făcute la perii de la *Atriplex*.

fotosintezei), ceea ce ar corespunde unei necesități ridicate de energie pentru transportul sării pe cale simplastică, prin glandă.

Marcum (2001) este de părere că, cel puțin la prima vedere, glandele gramineelor sunt asemănătoare cu microperii epidermici bicelulari. Deși microperi asemănători glandelor au fost observați la toate subfamiliile de graminee, mai puțin la *Pooideae*, glande funcționale au fost evidențiate doar la *Chloridoideae*.

Glandele poaceelor se deosebesc de cele ale dicotiledonatelor, fiind formate, cum am mai spus, dintr-o celulă bazală, atașată sau afundată în epidermă, și dintr-o celulă cap (fig. 171).

Glandele au pereții celulari cutinizați și sunt adesea înconjurate de papile epidermice. Deși există o structură de bază bicelulară la aproape toate speciile de chloridoidee, aspectul glandelor poate varia (fig. 172, 173, 174).

Uneori glandele sunt dispuse longitudinal, în șiruri paralele, în vârful unor regiuni intercostale ale frunzelor, învecinate rândurilor de stomate. În unele situații, glandele sunt afundate în epidermă, cu celula bazală aflată total sub nivelul epidermei, ca la unele specii deșertice; alteori, aceasta poate fi semi-afundată. Rareori, celula bazală se poate prelungi deasupra epidermei.

Mărimea glandelor la graminee variază între 25 și 70 μm .

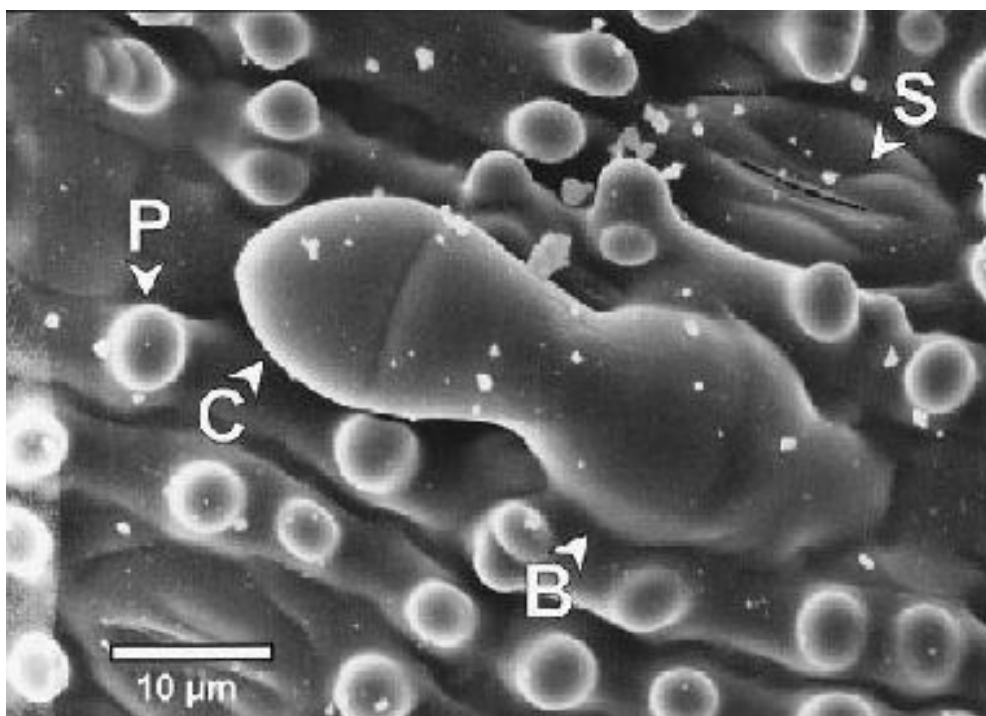


Fig. 171. Glandă saliferă la *Zoysia japonica*: B – celulă bazală; C – celulă cap; P – papilă; S – stomată (după Marcum, 2001).

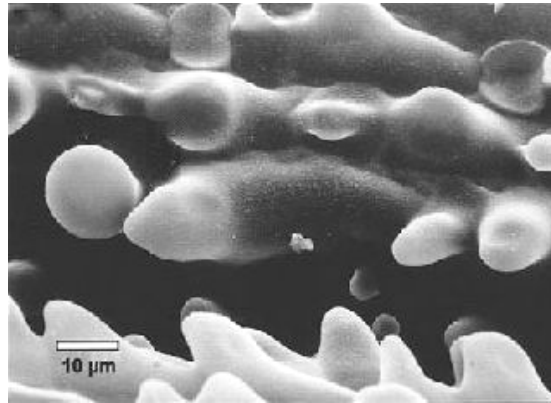


Fig. 172. Glandă saliferă la *Distichlis spicata* var. *stricta* (după Marcum, 2001).

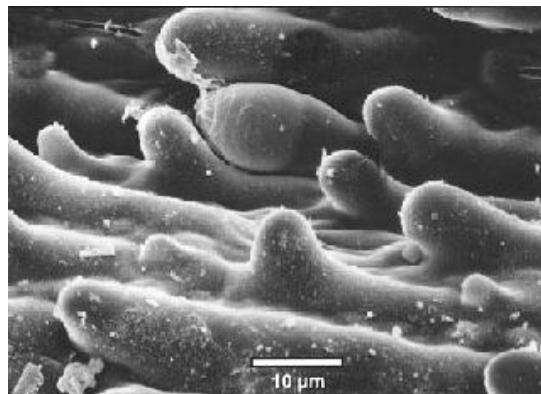


Fig. 173. Glandă saliferă la *Cynodon dactylon* (după Marcum, 2001).

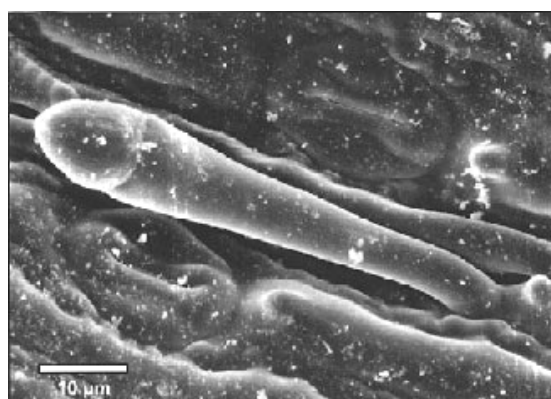


Fig. 174. Glandă saliferă la *Buchloë dactyloides* (după Marcum, 2001).

Marcum (2006) considera glandele poaceelor ca fiind diferite structural de glandele pluricelulare ale dicotiledonatelor, alcătuite doar dintr-o celulă bazală, atașată sau afundată la nivelul epidermei, și o celulă terminală. Glandele sunt formate din celule cu pereți cutinizați, fiind adesea înconjurate de papile epidermice.

Investigațiile realizate de Naidoo Y. și Naidoo G. (2006) referitoare la *Sporobolus virginicus* au scos în evidență că glandele de la această specie sunt bicelulare. Fiecare glandă este formată dintr-o celulă bazală mare, aplatizată, afundată printre țesuturile frunzei, și o celulă terminală mică, prelungită deasupra epidermei (fig. 175). Citoplasma celulei bazale este împărțită în mai multe canale de un sistem membranar dublu, care pare să provină din niște invaginații ale citoplasmei. Strâns asociate cu aceste membrane sunt numeroase mitocondrii, microtubuli și cisterne ale reticulului endoplasmic. Celula bazală este conectată intim cu celulele învecinate de numeroase plasmodesme mici. Citoplasma densă a celulei terminale conține numeroase vacuole mici și organite concentrate în imediata vecinătate a suprafeței externe a glandei.

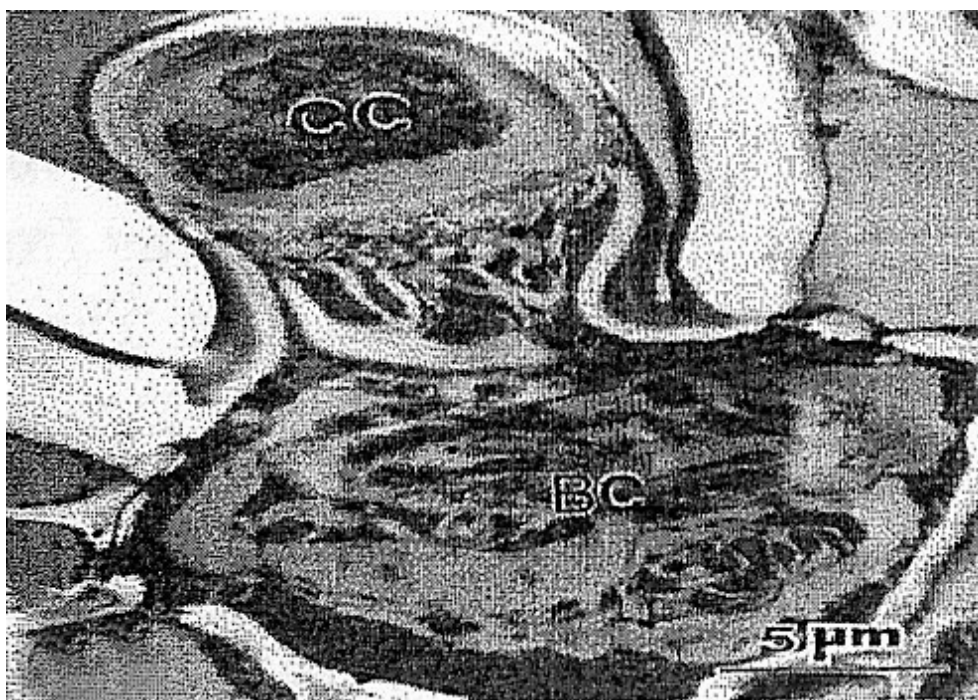


Fig. 175. Glandă saliferă bicelulară la *Sporobolus virginicus*:
BC – celulă bazală; CC – celulă terminală (după Naidoo Y. și Naidoo G., 2006).

Mult mai complicat decât structura acestor glande pare să fie mecanismul implicat în funcționarea lor, precum și influența diverșilor factori asupra fiziologiei secreției. Se pare că secreția ionilor de către glande este un proces metabolic activ, variabil de la specie la specie, incluzând efecte ale temperaturii (Pollak și Waisel, 1979), luminii (Pollak și Waisel, 1970), presiunii oxigenului și inhibitorilor metabolici asupra excreției și selectivității ionilor secretați. Excreția s-a dovedit a fi selectivă mai ales față de ionii de Na^+ și Cl^- (Wieneke *et al.*, 1987; Arriaga, 1992; Worku și Chapman, 1998), deși și alți ioni pot fi secretați, dar în cantități mai reduse, cum ar fi cei de K^+ , Ca^{2+} și Mg^{2+} (Marcum și Murdoch, 1990; 1994; Naidoo Y. și Naidoo G., 1998). Pe de altă parte, este dificil să se compare, totuși, activitățile secretoare surprinse în diferite studii realizate, din cauza variației factorilor de mediu, cum ar fi temperatura, numărul cumulat de zile de expunere la stresul salin, vârsta frunzelor etc. În plus, nici chiar unitățile de măsură nu sunt identice; uneori secreția se raportează la suprafața foliară, alteori, la greutatea frunzei. Nu în cele din urmă, fenomenul excreției nu este nicidecum static, ci este influențat de concentrațiile saline (ionice) din mediile de cultură.

Creșterea salinității în mediul de cultură stimulează, în general, excreția până la un nivel optim, dincolo de care excreția poate să descrească. Cea mai mare rată a excreției a fost semnalată ca având loc la o salinitate de 150–200 mM NaCl, în cazul speciilor: *Cynodon*, *Eleusine indica* și *Leptochloa fusca* (Wieneke, 1987; Worku și Chapman, 1998). La o concentrație de 200 mM NaCl, secreția a fost maximă la genurile *Distichlis* și *Spartina*, iar la 300 mM NaCl, la specia *Sporobolus virginicus* (Marcum și Murdoch, 1992).

Pe baza structurii bicelulare a glandei de la *Cynodon* (fig. 176), a fost propus un model de funcționare a glandelor de la *Poaceae*. În figura 177, se poate observa că plasmodesmele (ps) apar între celula bazală (cel. bz.) și celelalte celule învecinate, inclusiv celula terminală (cel. term.). Singura zonă impermeabilă a pereților celulari ai glandei este localizată în regiunea „strangulată („gâtul”) a celulei bazale, unde peretele este lignificat. Protoplastul celulei bazale este caracterizat de prezența a numeroase invaginații lungi (m. pt.) ale plasmalemei, care își au originea în apropierea joncțiunii dintre cele două celule glandulare. Aceste membrane „partiționante” (m. pt.) sunt asociate cu mitocondrii (m) și microtubuli. Celula terminală, puțin specializată comparativ cu cea bazală, conține vacuole diferite ca mărime.

În figura 177, săgețile scurte sugerează mersul fluxului transmembrantar de soluții (care reclamă consum energetic) de la lumenul membranelor partiționante către citoplasma celulelor bazale; săgețile lungi arată calea transportului pasiv către membranele partiționante. Săgețile lungi întrerupte indică mersul fluxului difuziv prin simplasrul glandei, iar cele întrerupte scurte, calea fluxului aflat sub presiune, din camera colectoare (co) în cuticula (ct.) extensibilă, prin intermediul porilor.



Fig. 176. *Cynodon dactylon*: aspect general, spiculeț și două aspecte ale florii (după Correl și Correl, 1972).

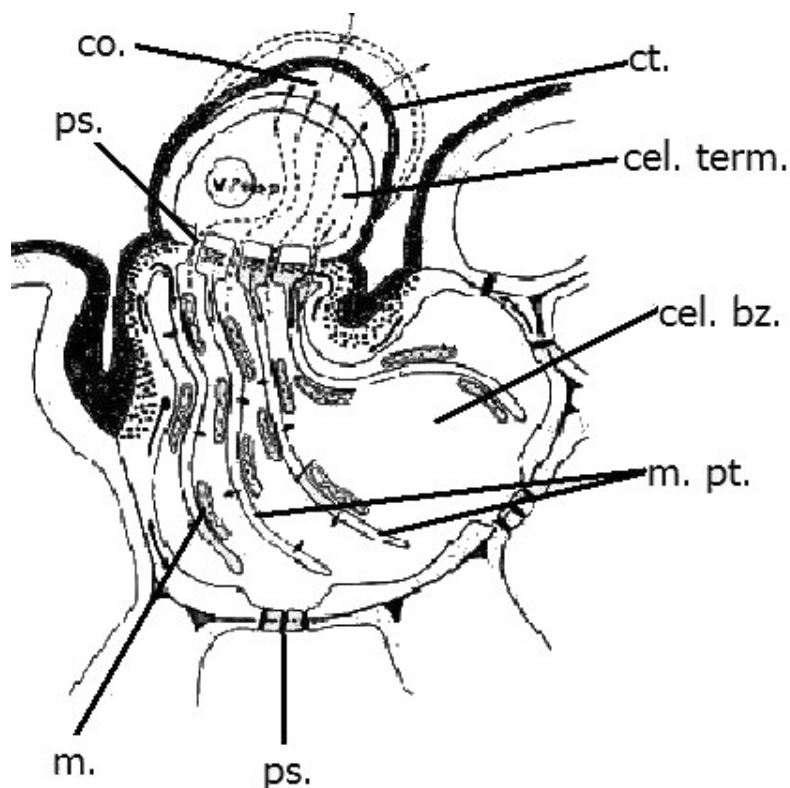


Fig. 177. Structura și modul de funcționare a glandei de la *Cynodon dactylon* (a se vedea explicațiile în text) (după Evert, Esau și Eichhorn, 2006).

3.7. PERI VEZICULARI (SALINI) LA SPECII DIN FAMILIA *CHENOPODIACEAE*

După cum menționam la începutul lucrării, pe lângă cele două tipuri de glande, pe care le-am discutat mai sus mai există un tip aparte de structuri secretoare, și anume perii veziculari (secretori)¹⁷ de la specii din familia *Chenopodiaceae*, aparținând genurilor *Atriplex*, *Chenopodium*, *Halimione*, dar și din familia *Mesembryanthemaceae*, cum ar fi specii de *Mesembryanthemum*.

Acești peri veziculari au fost intens studiați din punct de vedere histo-anatomic, dar mai ales fiziologic și ecofiziologic, deoarece reprezintă o strategie adaptativă distinctă a halofitelor, iar cunoașterea acestora s-a dovedit a fi deosebit de utilă în contextul ameliorării naturale a suprafețelor salinizate.

¹⁷ Ei mai sunt numiți *salt hairs*, *vesicular hairs*, *salt bladders*, *bladder hairs*, sau simplu, *bladders*.

Perii veziculari au fost puși în discuție de mulți autori, mai ales la specii ale genului *Atriplex* (de Bary, 1884; Volkens, 1887; Arcangeli, 1890; Warming, 1909; Chermezon, 1910; Wood, 1925; Black, 1954; Pyykkö, 1966; Osmond *et al.*, 1969; West, 1970; Goodin și Mozafar, 1970; Pallaghy, 1970; Mozafar și Goodin, 1970; Smaoui, 1971; Campbell, Thomson, Platt, 1974; Osmond, 1974; Troughton și Card, 1974; Goodal și Perry, 1979; Thomson și Plat-Aloia, 1979; Jeschke și Stelter, 1983; Bennert și Schmidt, 1983; Aslam *et al.*, 1986; Fahn, 1988; Karimi și Ungar, 1989; Breckle, Freitas, Reimann, 1990; Ungar, 1991; Freitas și Breckle, 1992; 1993a; 1993b; Gorham, 1995; Mohr *et al.*, 1995; Glenn, Brown, Khan, 1997; Wickens, 1998; Jacoby, 1999; Dickison, 2000; Lambert și Turner, 2000; Orcutt și Nilsen, 2000; D'Ambrogio *et al.*, 2000; Batanouny, 2001; Breckle, 2002; Walter și Breckle, 2002; Wahid, 2003; Singh, 2004; Pandey și Sinha, 2005; Khan și Qaiser, 2006; Khan și Gul, 2006; Evert, Esau, Eichhorn, 2006; Araujo *et al.*, 2006; Redondo-Gomez *et al.*, 2007; Dajic, 2006; Ingrouille și Eddie, 2006; Frayssinet *et al.*, 2007; Grigore și Toma, 2007; 2008; Grigore 2008a; 2008b; Lambers, Chapin III, Pons, 2008; Grigore și Toma, 2010).

Alte studii se referă la perii veziculari de la specii ale genului *Chenopodium* (Brian și Cattlin, 1968; Schirmer și Breckle, 1982; Reimann, Breckle, 1988; Reimann, 1988; Kühn, 1993; Breckle, 1995; Costa și Tavares, 2006) sau la cele ale genului *Halimione* (Baumeister și Kloos, 1974; Grigore, 2008b).

Ca schemă generală de structură, acești peri secretori de la *Atriplex halimus* (fig. 178) sunt formați din două celule: o celulă pedicel, mică și una veziculară (*bladder*), mare (fig. 179, 180). Structura celulei-pedicel este asemănătoare cu cea a diferitelor celule ale altor tipuri de glande. Este formată dintr-o citoplasmă densă, bogată în mitocondrii, reticul endoplasmic și numeroase vezicule mici; citoplasma conține, de asemenea, cloroplaste. Celula-pedicel este conectată cu celulele veziculare sau cu cele ale mezofilului prin numeroase plasmodesme.

S-a demonstrat că, în cazul acestor celule veziculare, concentrația sodiului și a clorului este mai mare decât cea din celulele mezofilului și mai mare decât cea a mediului extern. De regulă, conținutul de sodiu este mai mare decât cel de clor. De asemenea, veziculele manifestă o electronenegativitate mai mare decât restul celulelor mezofilului și decât cea a soluției externe. Deci, direcția fluxului de săruri este dinspre mediul extern, prin mezofil, spre aceste structuri secretoare. De vreme ce acest proces are loc împotriva gradientului de concentrație, se pare că procesul reclamă un consum energetic.

De Bary (1884) a încadrat perii de la *Chenopodiaceae* în categoria perilor capitați non-glandulari. Această observație, prematură din punct de vedere funcțional, dar nu și structural, este deosebit de interesantă. Trebuie spus că perii veziculari mai degrabă acumulează sărurile în vacuola celulei-*bladders*, care sunt apoi îndepărtate de la suprafața frunzelor de către apa de ploaie sau rouă. Deci, nu putem vorbi, practic, de un mecanism secretor *activ* propriu-zis; poate din acest motiv denumirea de peri acumulatori (salini) sau peri veziculari este mai aproape atât de realitatea structurală, cât și de cea funcțională. Chiar și de Bary pare nesigur

pe această catalogare a perilor, ca non-glandulari, câtă vreme admite faptul că este greu de spus dacă acești peri au funcție secretoare, iar dezvoltarea lor externă nu diferă considerabil de cea a perilor glandulari. De Bary caracteriza perii ca fiind scurți, formați dintr-o porțiune bazală cilindrică, pluricelulară, care funcționează ca „pedicel”, ce poartă o celulă apicală, veziculoasă, de obicei rotundă, dar adesea de formă neregulată. Ei sunt întâlniți la *Chenopodium album*, *Quinoa sp.*, *Atriplex hortensis*, mai ales în părțile tinere ale plantei; mai târziu, părțile terminale ale părului se detașează ușor de suprafața frunzei. La alte specii (*Obione portulacoides*, *Atriplex rosea*, *A. nummularia*), perii sunt foarte strâns lipiți unul de celălalt prin celulele veziculoase, așa încât vin în contact și formează astfel un strat continuu la suprafața epidermei, nefiind îndepărtați de la acest nivel.



Fig. 178. *Atriplex halimus* (după Waisel, 1972).

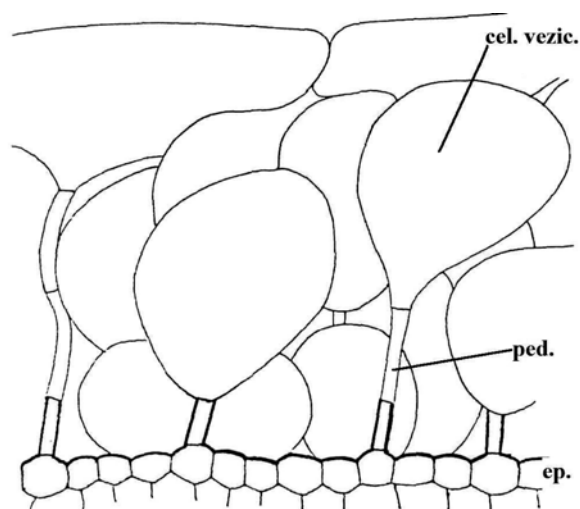


Fig. 179. *Atriplex halimus*: peri secretori; ep. – epidermă; cel. vezic. – celulă veziculară; ped. – pedicel (după Fahn, 1988).

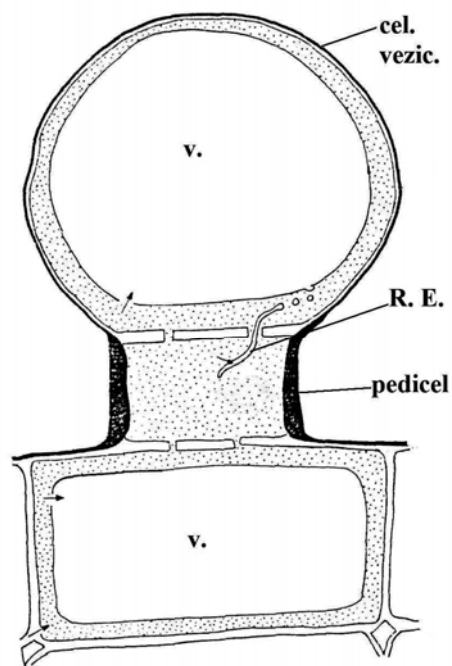


Fig. 180. *Atriplex halimus*: păr secretor; v. – vacuolă; R. E. – reticul endoplasmic; cel. vezic. – celulă veziculară (după Fahn, 1988).

Volkens (1887) a evidențiat peri secretori (veziculari) în structura frunzei de la *Atriplex leucocladum* (fig. 181) și *Atriplex halimus* (fig. 182); funcția acestor peri ar fi acviferă.

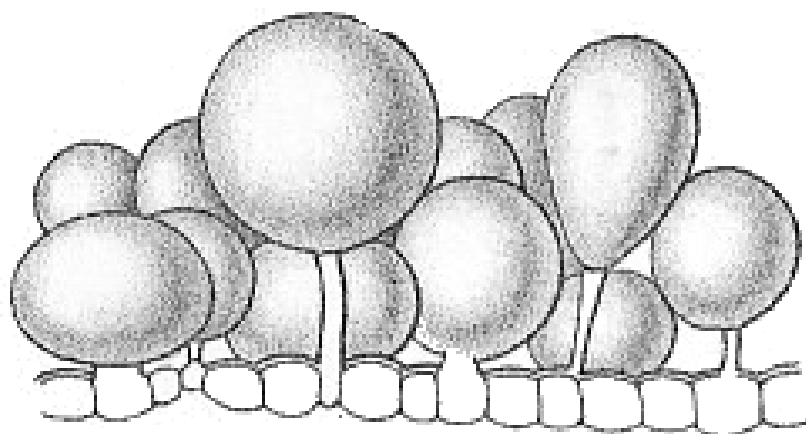


Fig. 181. Peri veziculari la *Atriplex leucocladum* (după Volkens, 1887).

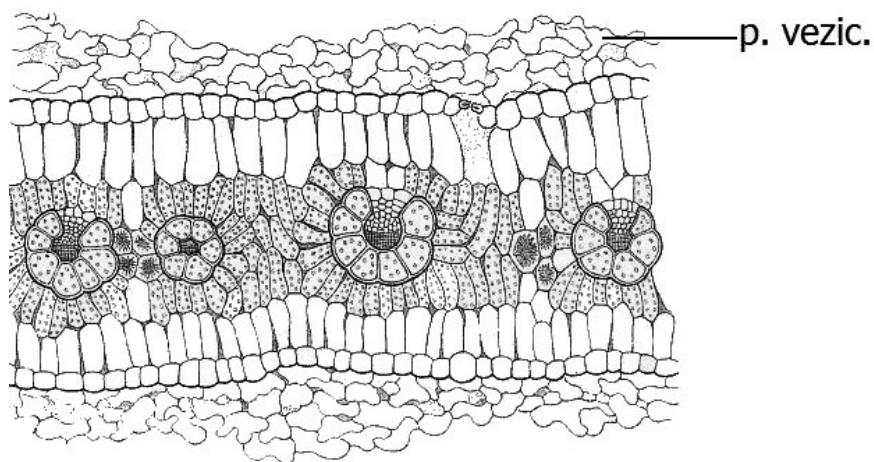


Fig. 182. Peri veziculari (p. vezic.) la *Atriplex halimus* (după Volkens, 1887).

Warming (1909) considera acești peri ca o adaptare a halofitelor, având funcție de depozitare a apei; celulele lor terminale sunt voluminoase, sferice, cu pereți subțiri, umplute cu sevă (*sap*, orig., p. 220, *op. cit.*), care colapsează finalmente, formând un înveliș cenușiu, prăfos la specii de *Atriplex*, *Obione* și *Mesembryanthemum*. În altă secțiune a lucrării citate, acești peri sunt tratați în categoria țesuturilor acvifere periferice; autorul era de părere că acești peri se usucă

pe măsură ce apa din interiorul „veziculei” este consumată. De aceeași părere sunt și Bonnier și Leclerc du Sablon (1905). Cu toate acestea, Warming însuși considera că funcția precisă, acviferă, a acestor formațiuni urmează să fie lămurită în viitor.

Warming (1897) a figurat acești peri (*haar*, orig. *op. cit.*), la specia *Atriplex farinosa*¹⁸, fiind, desigur, vorba de peri veziculari acviferi (fig. 183).

Pons (1902) a evidențiat peri de acest tip la *Atriplex portulacoides*, pe suprafața tulpinii (fig. 184), afirmând că, pe vreme umedă, ei sunt umpluți cu un lichid.

Monteil (1906), într-un impresionant și consistent studiu referitor la anatomia comparată a chenopodiaceelor, a pus în evidență peri veziculari la mai multe specii de halofite.

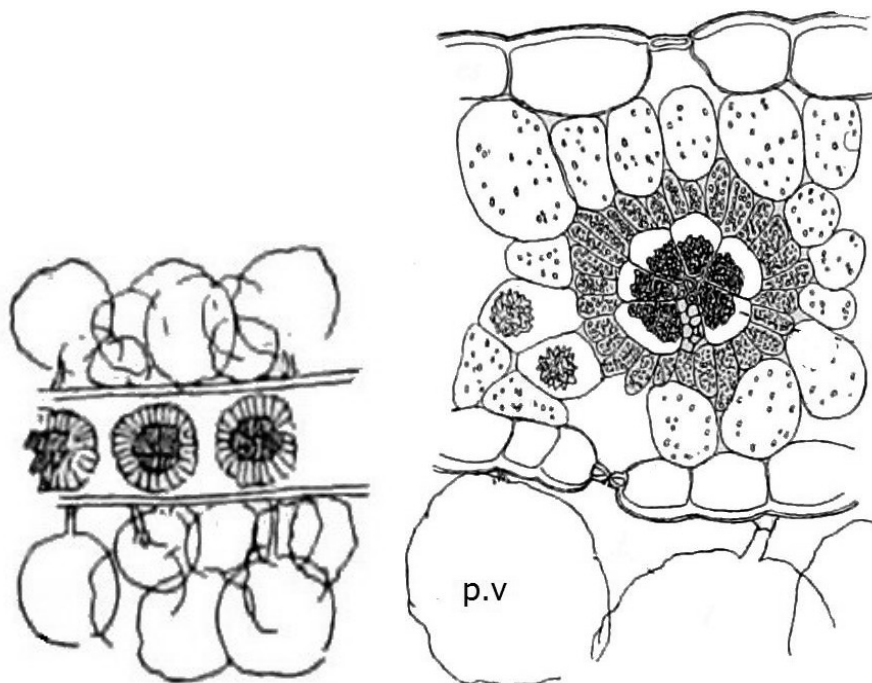


Fig. 183. Peri veziculari (p.v.) în structura frunzei de la *Atriplex farinosa* (stânga, vedere de ansamblu; dreapta, detaliu) (după Warming, 1897).

Ei sunt numiți *poils glandulaires en forme de vessie* (peri glandulari în formă de veziculă), întâlniți la un mare număr de specii aparținând genurilor *Atriplex* și

¹⁸ Denumirea speciei, *A. farinosa* are, aproape sigur, legătură cu acea *farine de Chenopodium*, trăsătură caracteristică familiei *Chenopodiaceae* (Monteil, 1906), care se referă la faptul că vezicula acestor peri colapsează la suprafața frunzei și eliberează astfel sărurile concentrate, care se depun sub formă de „făină” (sare).

Chenopodium, atât la fața inferioară, cât și pe ambele fețe ale frunzei; pedicelul părului (acel pedicel – *stalk*) poate fi unicelular sau pluricelular. Celula veziculară este în general ovală în stadii tinere, mai târziu putând lua forme neregulate și foarte alungite, ca la *Atriplex patula* (fig. 185), sau formă de cornet, ca la *Atriplex laciniata* (fig. 186).

Fără nici o îndoială, această categorie de peri veziculari se încadrează în ceea ce Monteil clasifica la începutul studiului său drept *poils capités vesiculeux aquifères*.

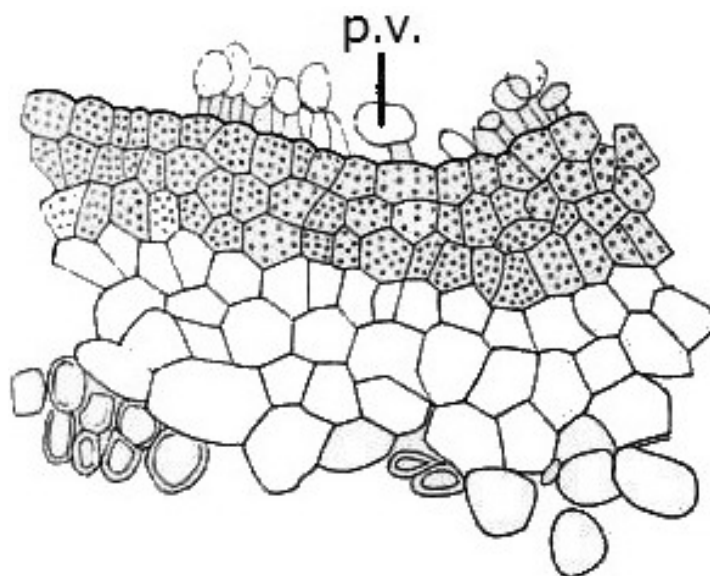


Fig. 184. Peri veziculari (p.v.) din structura frunzei de *Atriplex portulacoides* (după Pons, 1902).

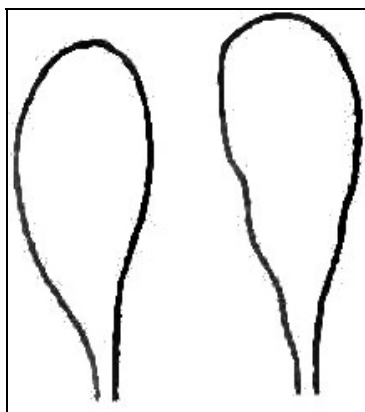


Fig. 185. Celule veziculare, la *Atriplex patula* (după Monteil, 1906).

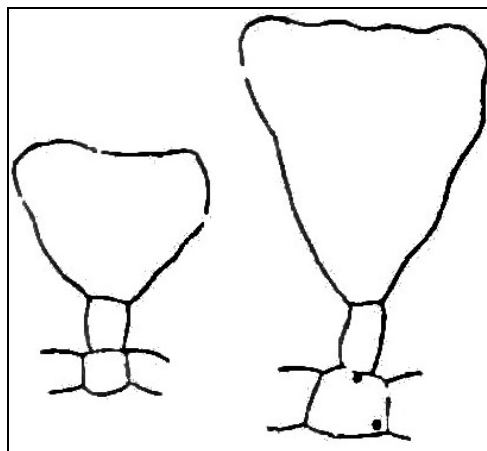


Fig. 186. Celule veziculare, la *Atriplex laciniata* (după Monteil, 1906).

Parcurgând însă textul lui Monteil, am putut constata o oarecare inconsecvență în folosirea unor termeni care au legătură cu aceste structuri veziculare. Atunci când descrie anatomia foliară a fiecărei specii de *Chenopodiaceae* în parte, Monteil nu mai specifică, în mod clar, în ce situație mai este vorba despre acei *poils capités vesiculeux aquifères*; de fapt, această sintagmă nu mai apare deloc pe parcursul lucrării, decât doar la începutul acesteia. Nouă ne-a fost posibil să-i identificăm cu precizie după figurile pe care Monteil le include în teza sa de doctorat; pe unele dintre acestea sunt figurați mai multe tipuri de peri glandulari, cum este cazul la *Chenopodium botrys*.

În această situație, Monteil, după ce se referă la *les poils glandulaires en forme de vessie* (care nu sunt altceva decât acei *poils capités vesiculeux aquifères*), afirmă că „on peut également trouver des poils glandulaires à tête pluricellulaire (*Chenopodium botrys*)” (*op. cit.*, p. 19). Aceștia din urmă, pe noi nu ne interesează în lucrarea de față, deoarece nu-i tratăm decât pe cei care sunt implicați (în mod deosebit) în toleranța speciilor la uscăciune/salinitate. Inconsecvența limbajului de care aminteam se referă la faptul că uneori este folosit adjectivul *glanduleux*, alteori *glandulaires*, uneori *secreteurs*, cu referire la peri. Nu ar fi exclus ca unul din primii doi termeni să se refere la forma părului, iar celălalt, la funcția sa, secretoare.

Astfel, asemenea peri veziculari au fost evidențiați la *Chenopodium botrys* (fig. 187), pe care Monteil îi caracterizează ca fiind „secretori, capitați, formați dintr-o singură celulă sferică, purtată de un peduncul format din două sau trei celule aplatizate, suberificate”.

Uneori apar și anumite neconcordanțe între explicațiile din text și figurile efectuate de Monteil; la *Chenopodium hybridum*, se precizează că „les pédicelles des poils glanduleux (...) sont pluricellulaires”, deși pe figură (fig. 188) apar desenați numai peri veziculari cu pedicel unicelular. Asta cu atât mai mult cu cât

acești peri sunt comparați cu cei de la o altă specie, *C. bonus henricus*, unde, într-adevăr, se vorbește de „*poils glandulaires sessiles* (subl. n)”.

În cazul speciei *Chenopodium polyspermum* (fig. 189) se pare că apare o neconcordanță și mai mare: frunza este caracterizată ca având „*les épidermes glabres*”, deși pe figură sunt trasați atât peri veziculari, cât și peri tectori.

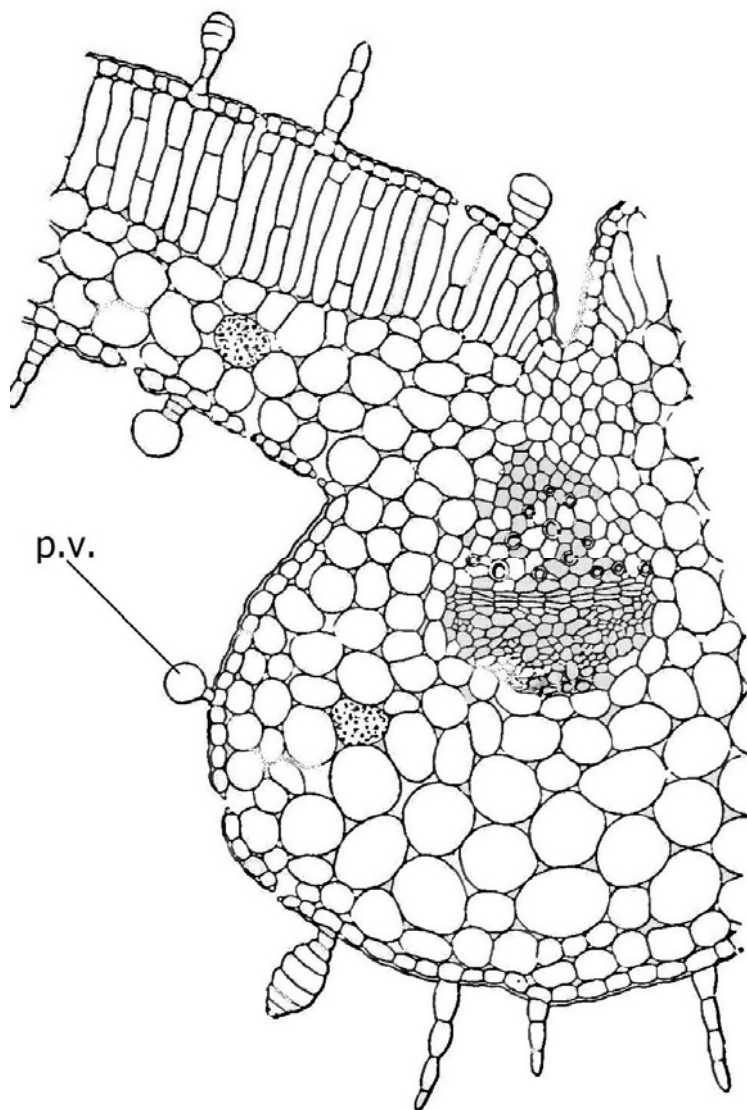


Fig. 187. Peri veziculari (p. v.), în structura frunzei de *Chenopodium botrys* (pe figură se mai pot observa și alte tipuri de peri, tectori și secretori) (după Monteil, 1906).

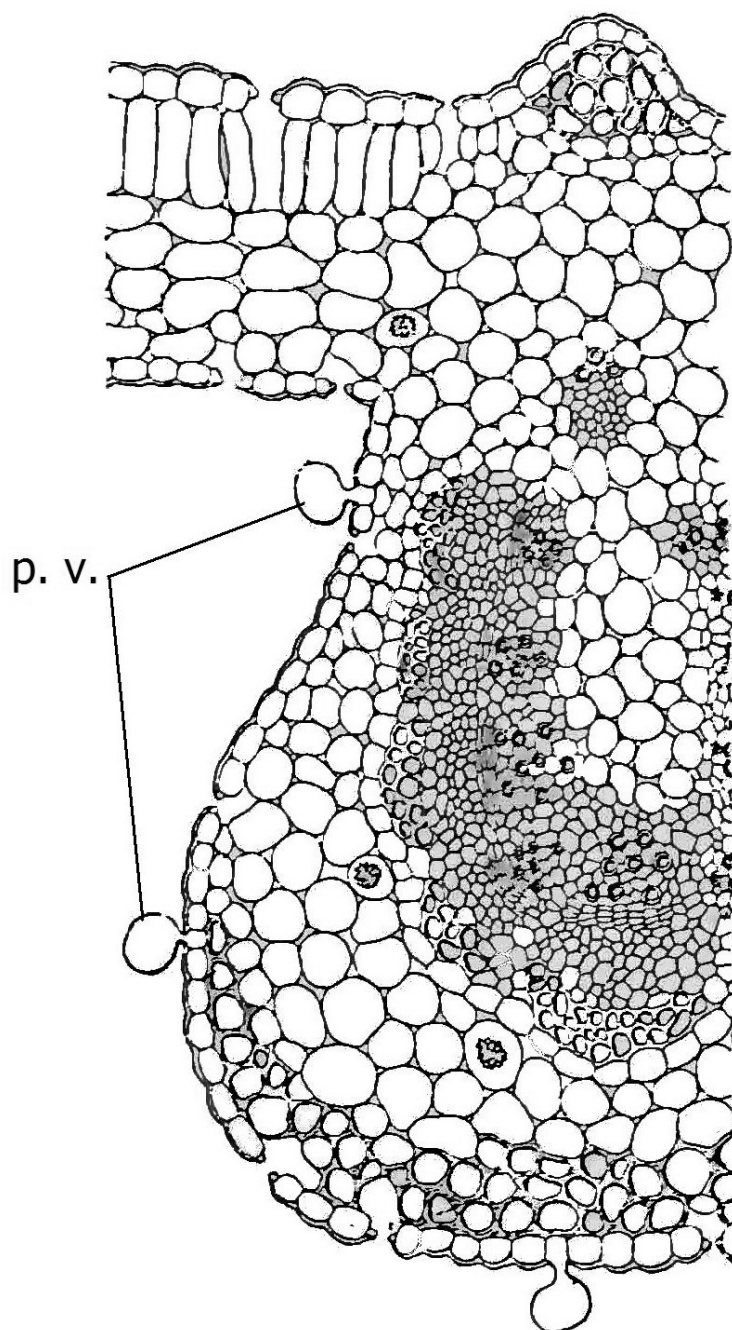


Fig. 188. Peri veziculari (p. v.), în structura frunzei de *Chenopodium hybridum* (după Monteil, 1906).

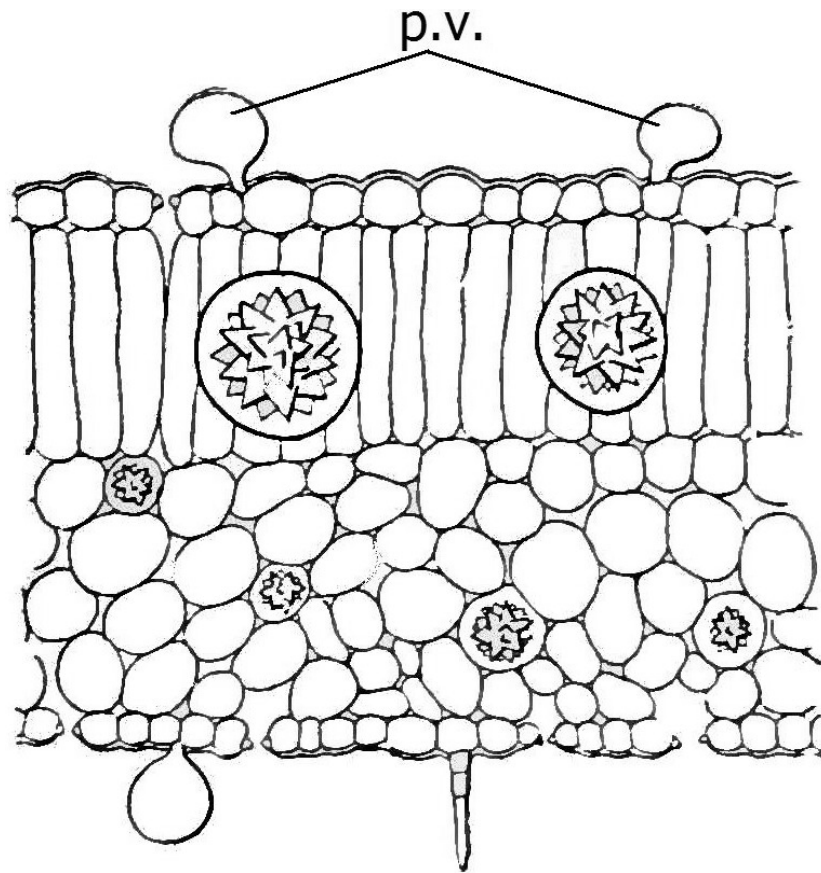


Fig. 189. Secțiune transversală prin limbul frunzei de *Chenopodium polyspermum*:
p.v. – peri veziculari (după Monteil, 1906).

La *Chenopodium graveolens* (fig. 190), apar „*poils glandulaires sessiles*” și peri tectori. Ei sunt considerați sesili deoarece „lipsește” celula-pedicel (*stalk cell*), ceea ce poate să însemne fie o ezitare din partea autorului, fie, într-adevăr, specia se abate, prin structura acestor peri, de la planul general de alcătuire a acestor peri.

Peri tipic acviferi se găsesc bine reprezentați la speciile genului *Atriplex*; aceștia sunt foarte asemănători la toate speciile, fiind formați dintr-o celulă sferic-ovoidă, cel mai adesea purtată de un pedicel unicelular.

Acești peri apar la *Atriplex arenaria* (fig. 191), *A. laciniata* (fig. 186), la *A. rosea* („*poils globuleux*”) și *A. vesicaria*.

La *Atriplex halimus*, perii epidermici sunt numeroși, foarte mari, sferici, acoperind frunzele pe ambele fețe, în așa fel încât stratul cu peri poate atinge o grosime egală chiar cu grosimea totală a limbului foliar.

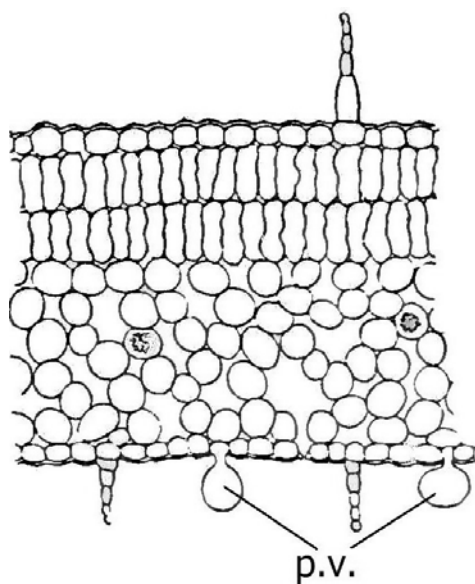


Fig. 190. Secțiune transversală prin limbul frunzei de *Chenopodium graveolens*:
p.v. – peri veziculari (după Monteil, 1906).

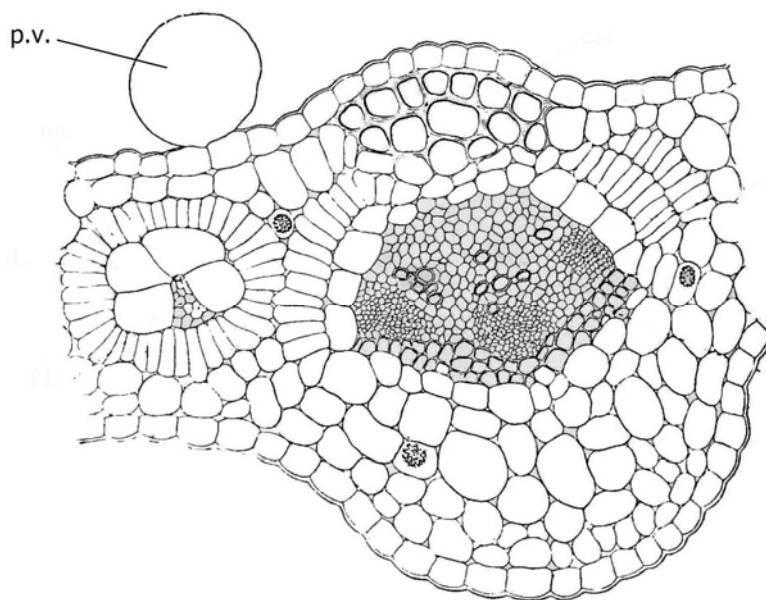


Fig. 191. Peri veziculari (p.v.), din structura limbului foliar de *Atriplex arenaria*
(după Monteil, 1906).

La *Atriplex hastata* (fig. 192), perii sunt localizați pe ambele epiderme, fiind pedicelați.

Specia *Atriplex portulacoides* prezintă peri groși (fig. 193a,b), care acoperă epiderma în totalitate, formând un adevărat înveliș protector împotriva transpirației.

Celulele terminale (veziculare) ale perilor de la *Chenopodiaceae* sunt considerați ca formând un țesut acvifer special; ele se pot detașa de pedicel, prăbușindu-se la suprafața frunzei, formând ceea ce Monteil numește „farine des *Chenopodium*”, cu referire la faptul că sărurile se concentrează după evaporarea apei, dând organelor aeriene ale acestor specii un aspect de „făină”, adică de praf alb.

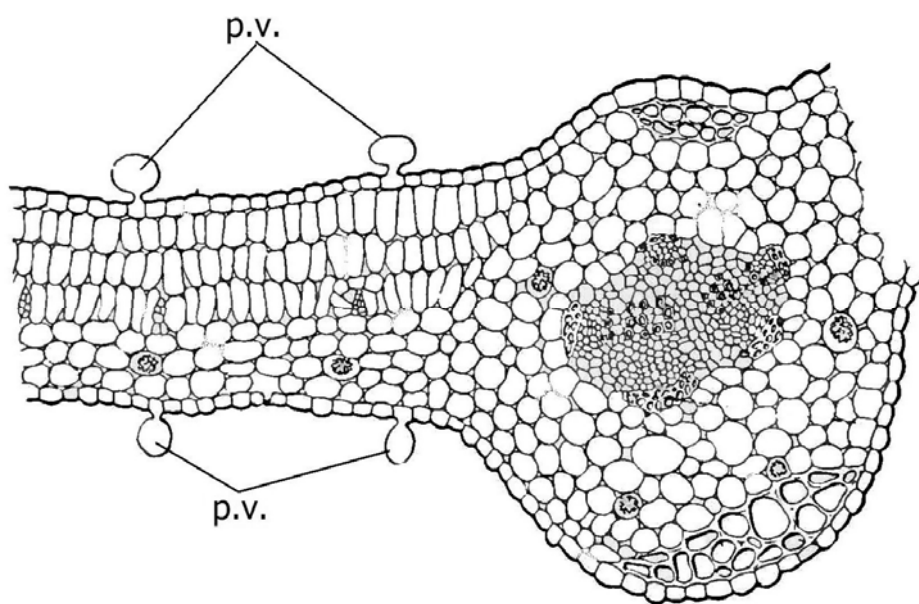


Fig. 192. Peri veziculari (p.v.), în structura limbului foliar de *Atriplex hastata* (după Monteil, 1906).

Perii tineri, turgescenți, sunt priviți atât ca un mecanism acvifer, cât și ca unul protector, împiedicând transpirația, la fel cum o fac alte organe în cazul speciilor deșertice. S-ar putea vorbi de o suplimentare (*renforcement*, *întărire*, orig. *op. cit.*) a țesutului acvifer tipic, de la halofitele chenopodiacee, care suferă adesea de secetă¹⁹. De aceeași părere era și Henslow (1895), care a studiat adaptările plantelor xerofile, deșertice.

Chermezon (1910) a identificat acești peri la *Atriplex halimus*, *A. crassifolia* și *A. portulacoides*, considerându-i, de asemenea, peri cu rol acvifer.

¹⁹ Și datorită uscăciunii în sine, determinată de factorii de mediu locali, dar și datorită secetei fiziologice.

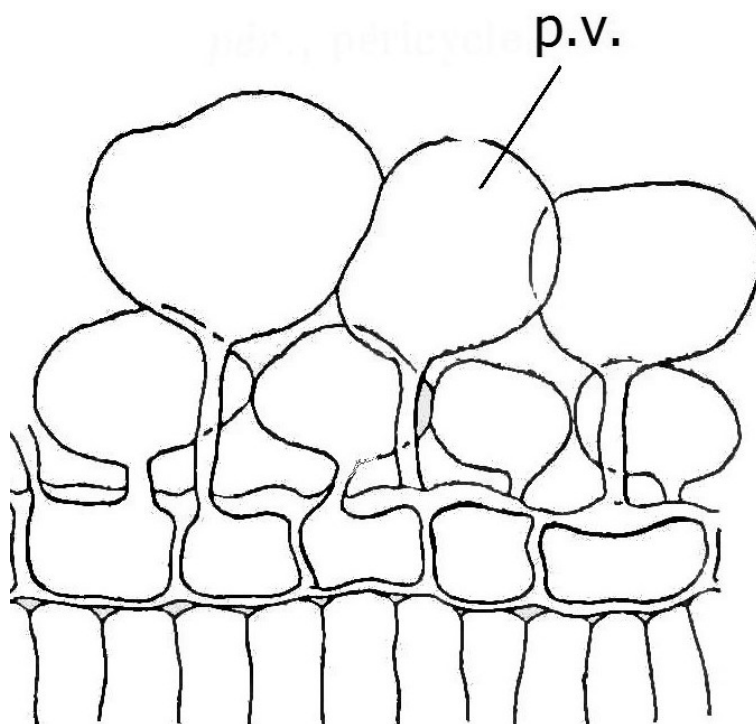


Fig. 193a. Peri veziculari (p. v) la *Atriplex portulacoides*: detaliu (după Monteil, 1906).

Urcelay (1923) a evidențiat peri veziculari abundenți (*abundantes pelos vesiculares*) pe embele epiderme ale frunzei de la *Atriplex rosea* (fig. 194). Structurile sunt tratate în tema generală a adaptărilor anatomice ale plantelor din stepele spaniole, în vederea diminuării transpirației²⁰.

Pyykkö (1966), într-un studiu de-a dreptul impresionant, privind anatomia foliară la specii de xerofite din Patagonia, a identificat peri acviferi la *Atriplex lampa* (fig. 195), *A. pamparum* și *A. sagittifolia* (fig. 196). La *A. lampa*, ei sunt prezenți pe ambele fețe ale frunzei, ocupând aproape 4/5 din grosimea limbului; acești peri se deshidratează complet la maturitate, iar un strat de praf alb se depune pe suprafața limbului.

Investigații mai recente, în special de fiziologie, au adus însă în discuție rolul acestor peri în toleranța plantelor la săruri. Acum se știe că perii veziculari reprezintă un important mecanism ce intervine în rezistența halofitelor la salinitatea crescută.

²⁰ Reamintim, cu această ocazie, faptul că halofitele sunt considerate un caz particular aparținând grupului xerofitelor.

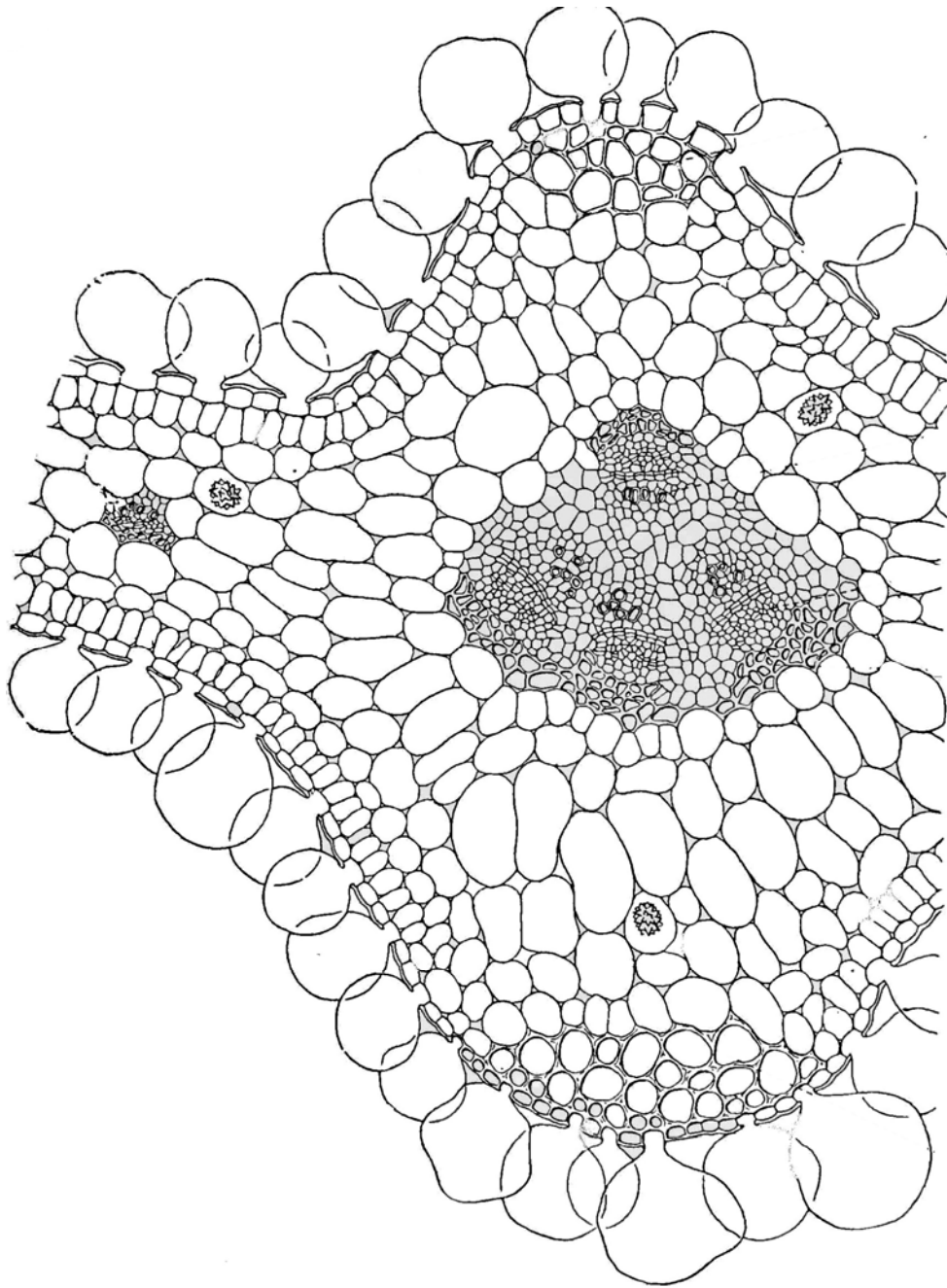


Fig. 193b. Peri veziculari la *Atriplex portulacoides*: ansamblu
(după Monteil, 1906).

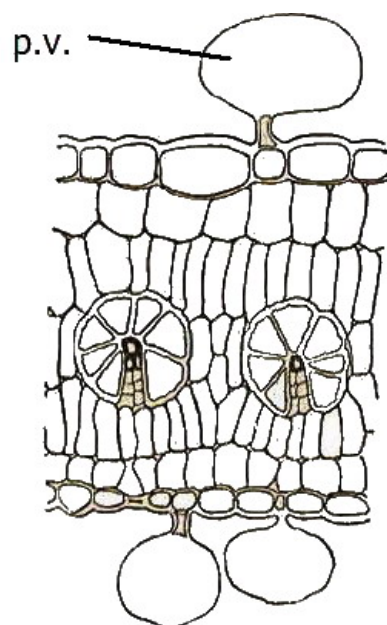


Fig. 194. Peri veziculari (p.v.) din structura frunzei de *Atriplex rosea* (după Urcelay, 1923).

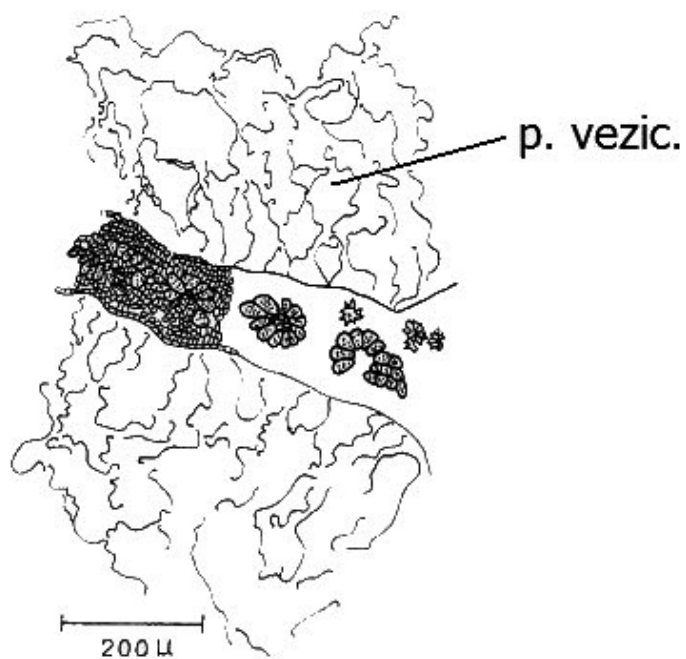


Fig. 195. Peri veziculari (p. vezic.) la *Atriplex lampa* (după Pyykkö, 1966).

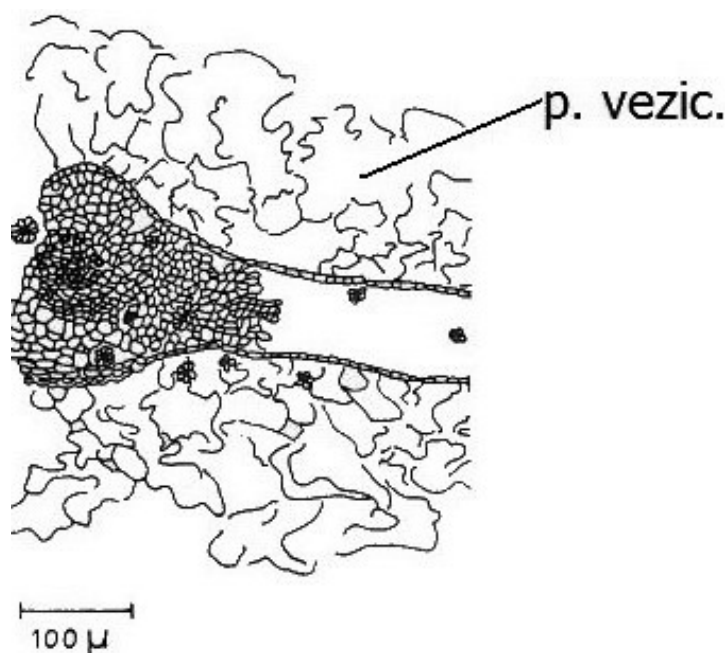


Fig. 196. Peri veziculari (p. vezic.) la *Atriplex sagittifolia* (după Pyykkö, 1966).

Mozafar și Goodin (1970) au realizat un studiu referitor la rolul jucat de acești peri la *Atriplex halimus*. S-a constatat că în interiorul acestor peri (fig. 197), concentrația în săruri este mai mare decât cea din seva frunzei sau din exudatul xilemic. În ciuda conținutului ridicat de săruri din acești peri, atunci când ei au fost imersați, nu au putut absorbi apă, ceea ce contravine ipotezei conform căreia acești peri ar permite plantei să absoarbă apă din atmosferă.

În plus, s-a demonstrat că, în interiorul acestor celule veziculare, concentrațiile de Na și K sunt foarte ridicate dacă plantele sunt supuse unor tratamente saline (concentrație ridicată de la 2,3 M Na+K la 11,6 M).

Cu toate acestea, conținutul în săruri din restul frunzei nu s-a mărit în urma aceluiași tratament saline, ceea ce întărește ideea că acești peri (vezicule) joacă un rol foarte important în îndepărtarea sărurilor din frunze, prevenind astfel acumularea sărurilor toxice în parenchimuri și în țesuturile vasculare. În acest fel, în frunză se menține o concentrație relativ constantă de săruri.

S-a demonstrat, de asemenea, că în frunzele mature de la *Atriplex halimus* concentrația totală de săruri crește proporțional cu tratamentele saline.

Frunzele mature sunt acoperite de un strat gros de peri veziculari distruși, ceea ce face posibilă observarea cristalelor de săruri la suprafața frunzei. În plus, până la 50% din conținutul în clor din frunze poate fi localizat în acești peri. Este evident, deci, că acești peri, prin formarea și colapsarea lor continuă, intervin în îndepărtarea sărurilor din frunzele de la *Atriplex halimus*.



Fig. 197. Peri veziculari la *Atriplex halimus* (după Mozafar și Goodin, 1970).

Și la *Atriplex buehneri* (Troughton și Card, 1974) perii veziculari sunt implicați în toleranța la săruri din habitatele saline. Aceștia sunt localizați pe ambele fețe ale limbului foliar, atât la frunzele tinere (fig. 198), cât și la cele mature (fig. 199). O frunză bătrână are mai puțini peri pe unitatea de suprafață, deoarece în timpul creșterii ei, nu se mai formează noi peri.

În plus, pe lângă acești peri, la toleranța la săruri a acestei specii mai pot contribui și existența frunzelor mici, a stratului de ceară epicuticulară, ca și rezistența stomatică ridicată.

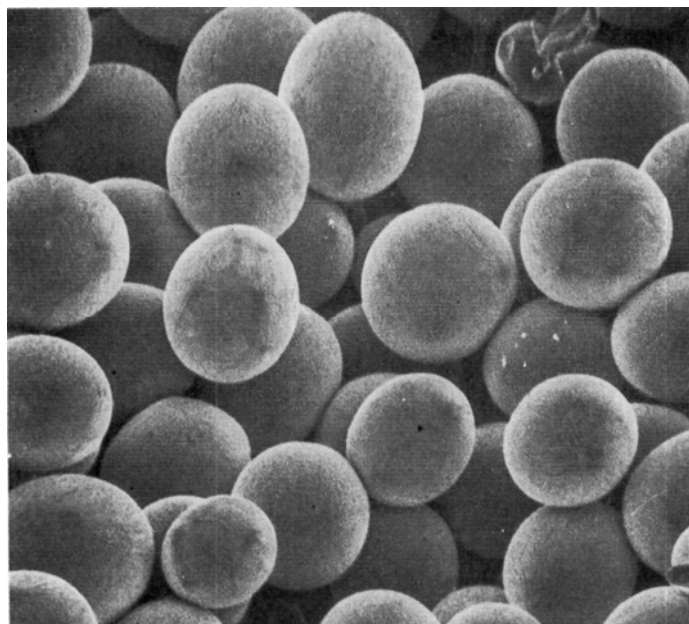


Fig. 198. Peri veziculari de pe suprafața unei frunze tinere la *Atriplex buehneri* (după Troughton și Card, 1974).

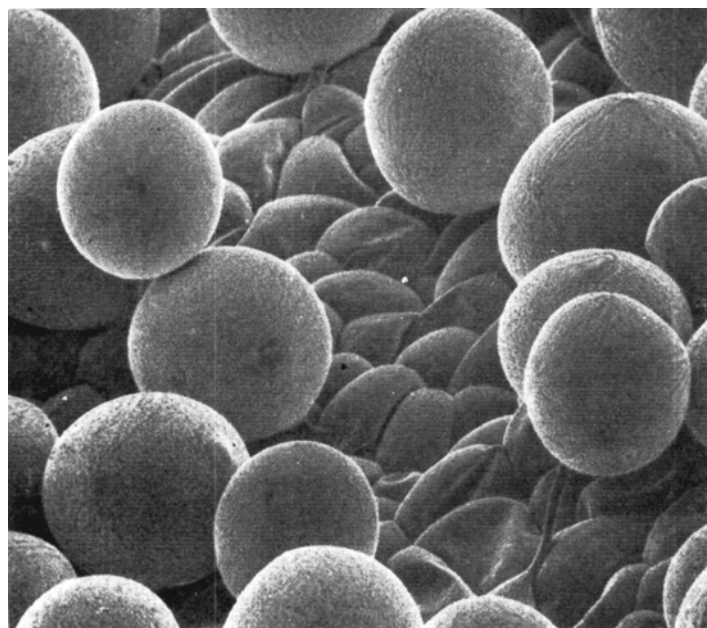


Fig. 199. Peri veziculari de pe suprafața unei frunze bătrâne la *Atriplex buehneri* (după Troughton și Card, 1974).

Din punct de vedere ultrastructural, perii au fost studiați la *Atriplex semibaccata* (Campbell, Thomson, Platt, 1974²¹). Părul este format din una sau mai multe celule, care alcătuiesc „pedicelul” și o celulă veziculoasă (bladder) care proemină deasupra epidermei frunzei (fig. 200). Se presupune că atunci când vacuola celulei-bladder se umple cu soluție salină, celulele colapsează, eliberând sarea la exteriorul plantei. Deși cuticula acoperă celulele „pedicel” și celula bladder, ea nu pare să se extindă complet de-a lungul acestor celule (fig. 201).

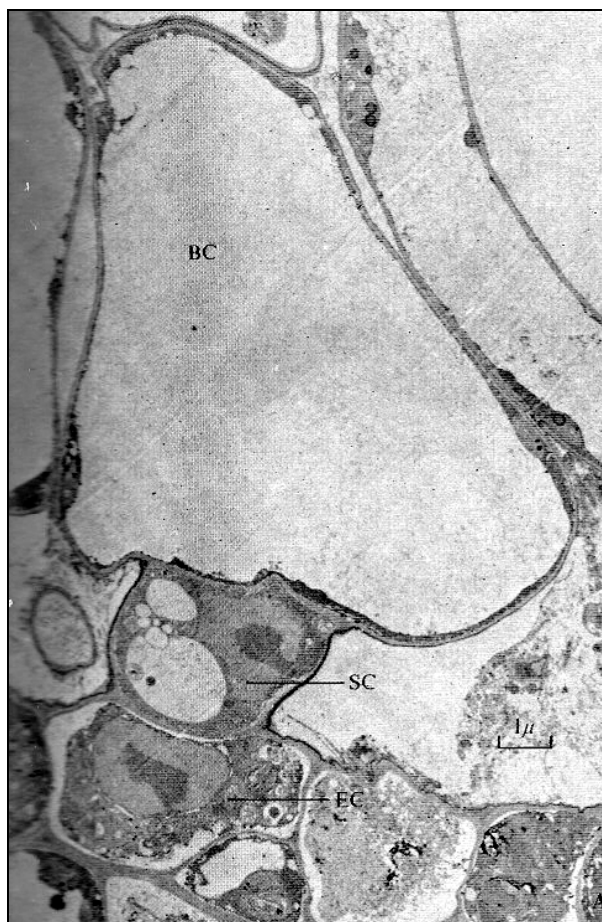


Fig. 200. Ultrastructura glandei de *Atriplex semibaccata*:
BC – celulă veziculoasă; SC – celulă „pedicel”; EC – celulă epidermică
(după Campbell, Thomson, Platt, 1974).

²¹ În acest studiu, pe care l-am consultat și îl cităm aici, autorii manifestă inconsecvență în folosirea unui termen precis, în ceea ce privește nominalizarea structurii secretoare: astfel, ei se referă la *Atriplex gland* or *trichome*. Această observație a noastră este în spiritul discuțiilor purtate până acum, referitoare la natura și funcția acestor formațiuni.

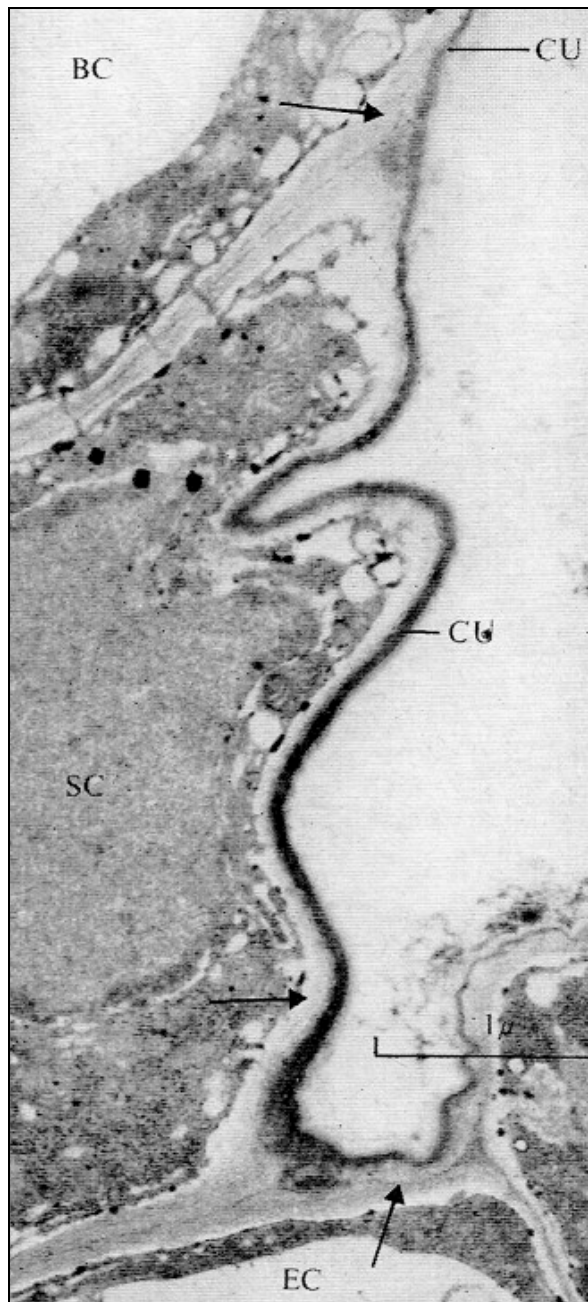


Fig. 201. *Atriplex semibaccata*: BC – celulă veziculoasă; CU – cuticulă; SC – celulă „pedicel”; EC – celulă epidermică; săgețile sugerează faptul că stratul cuticular nu se extind de-a lungul pereților tuturor celulelor glandei (după Campbell, Thomson, Platt, 1974).

După cum am mai spus, din punct de vedere ultrastructural, glandele de la *Atriplex* se încadrează într-o categorie aparte, fiind acoperite de cuticulă, având pereții laterali ai celulei-pedicel complet cutinizați și/sau suberificați (Lüttge, 1971). O cutinizare progresivă a pereților celulei „pedicel” a fost semnalată și la *Atriplex prostrata* și *A. halimus* de către Freitas și Breckle (1993b). Este o observație interesantă deoarece, plecând de la această constatare, se pot purta discuții în înțelegerea mecanismului de funcționare a acestor peri.

Studiile de microscopie electronică ale lui Smaoui (1971) au arătat că pereții celulelor glandulare nu sunt în întregime cutinizați, ci au un strat cuticular extern dens, un strat mijlociu și un strat intern striat. Observațiile lui Thomson (1975) susțin aceste observații, în sensul că porțiunea internă a pereților celulei-pedicel nu este cuticularizată (fig. 202). Asemenea concluzii, cum am văzut, au fost obținute și de Campbell, Thomson și Platt (1974).

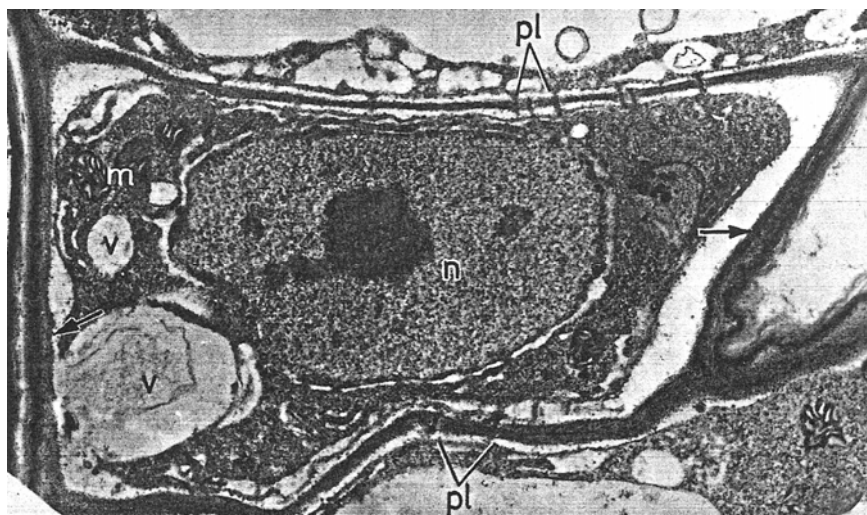


Fig. 202. Celula-pedicel a glandei secretoare de la *Atriplex* sp.: m – mitocondrii; n – nucleu; pl – plasmodesme; v – vacuolă; săgeata indică faptul că porțiunea internă a peretelui lateral este lipsită de material cuticular (după Thomson, 1975).

Au fost semnalate plasmodesme la nivelul peretelui dintre celula epidermică și celula-pedicel, precum și la nivelul peretelui dintre celula-pedicel și celula veziculară. Aceasta din urmă are numeroase mitocondrii, vacuole mici și citoplasmă densă. Osmond și colab (1969) au precizat că celula-pedicel este prevăzută cu reticul endoplasmic și poate avea cloroplaste cu tilacoizi moderat dezvoltati.

Celula veziculară (fig. 203) are o vacuolă centrală, citoplasmă parietală cu mitocondrii, vezicule mici, dictiozomi și cloroplaste.

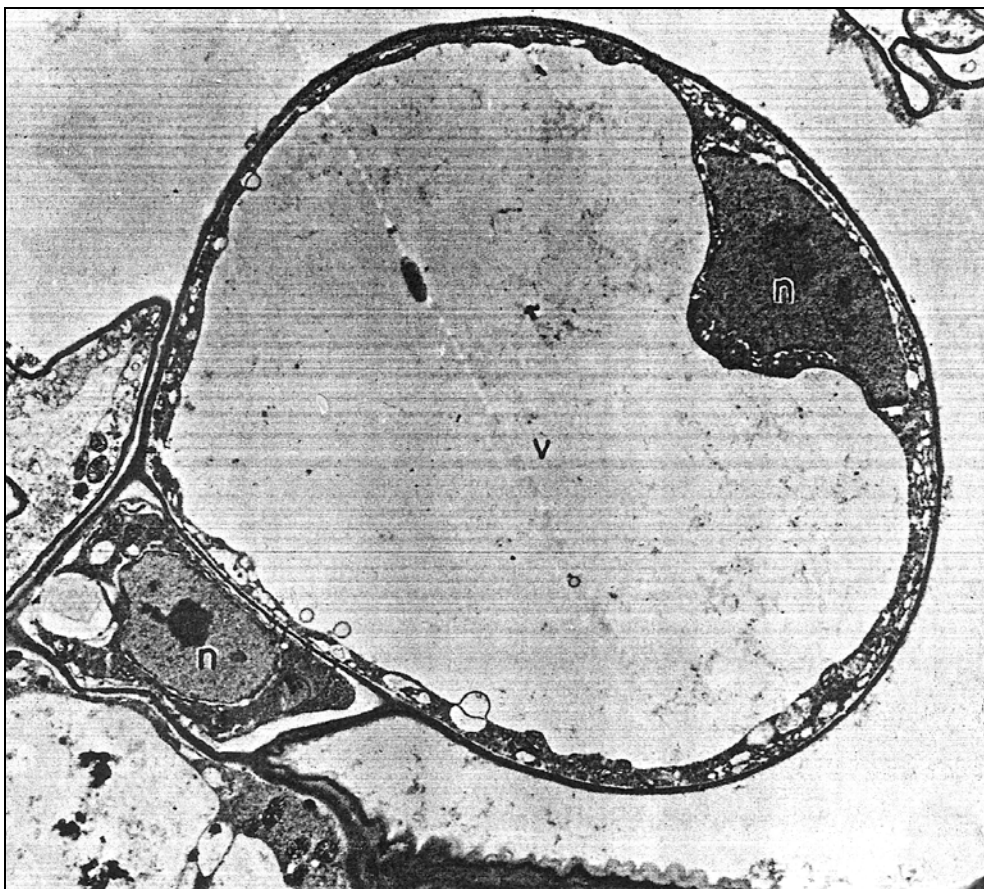


Fig. 203. Celulă veziculară a glandei secretoare de la *Atriplex* sp.: n – nucleu; v – veziculă (după Thomson, 1975).

Gamaley (1985) a evidențiat peri salini în structura limbului de la *Atriplex sibirica* (fig. 204).

Acești peri secretori sunt considerați, de altfel, o caracteristică a familiei *Chenopodiaceae* (Kühn, 1993). Conform acestor autori, celula-bladder acumulează săruri, iar cea „pedicel” poate avea caracter glandular. Acești peri salini (fig. 205) sunt implicați astfel în reglarea concentrației de săruri din frunze, deși pot avea o capacitate limitată în acest sens.

O idee pe care am prefigurat-o este că secreția sărurilor prin intermediul acestor peri nu are loc, inițial, în afara corpului plantei. Sarea este colectată mai întâi într-o vacuolă foarte mare (fig. 206A,B) (Breckle, 1995). În frunzele tinere, volumul perilor poate să-l depășească sensibil, pe cel al restului organului fotoasimilator, în vreme ce în frunzele bătrâne, volumul poate să atingă aproape

jumătate din cel al limbului foliar. Acest fapt ar putea sugera rolul important al perilor din frunzele aflate în dezvoltare, în sensul menținerii în țesuturile meristematice a unui conținut scăzut în săruri. Eficiența secreției sărurilor în vacuole depinde de nivelul stresului salin. În condiții de salinitate crescută, acumularea de săruri este mai ridicată. Perii sunt acoperiți de cuticulă, care formează un înveliș mai mult sau mai puțin pronunțat la nivelul pereților celulei „pedicel”.

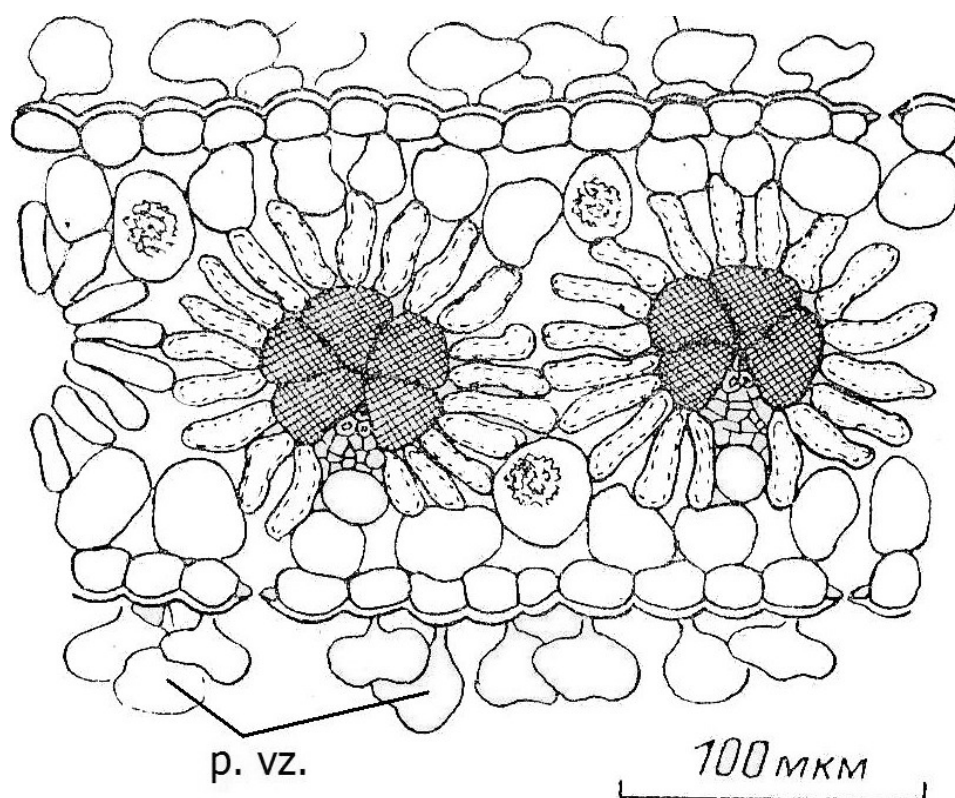


Fig. 204. Peri salini (p.v.), pe ambele epiderme ale limbului de la *Atriplex sibirica* (după Gamaley, 1985).

Mohr și colab. (1995) au arătat că speciile de halofite din familia *Chenopodiaceae* prezintă pe epiderma foliară peri salini cu o celulă globuloasă în partea terminală, în a cărei vacuolă mare se acumulează NaCl. La speciile perene, acești peri mor după ce sunt saturați cu sare și sunt înlocuiți cu alții noi. La specia anuală *Atriplex spongiosa*, acești peri rămân la suprafața frunzei câteva săptămâni.

La acest taxon, transportul ionilor de Cl^- în vacuolă este un proces activ, celula „pedicel” jucând un rol important. Această celulă prezintă asemănări mari, din punct de vedere ultrastructural, cu celulele glandulare. Acumularea sării este stimulată de lumină.

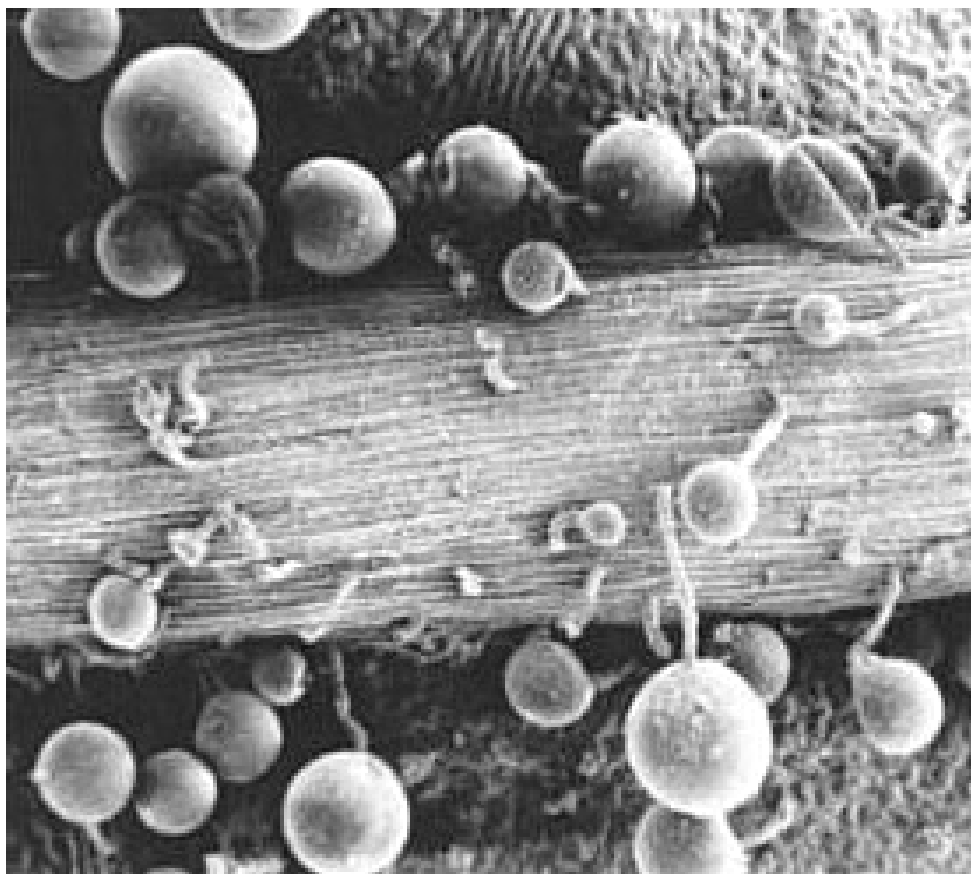


Fig. 205. Peri veziculari de pe suprafața frunzei de *Chenopodium bonus-henricus* (după Kühn, 1993).

Peri veziculari au fost evidențiați și la o specie endemică din sud-vestul Australiei, *Rhagodia baccata*; perii sunt localizați pe frunzele tinere (fig. 207), fiind îndepărtați de timpuriu. În plus, cuticula este subțire, țesutul palisadic bine dezvoltat și țesutul acvifer central conține cristale de oxalat de calciu. Această specie este foarte rezistentă la uscăciune; mai mult, se pare că există o legătură directă între deficitul hidric și pierderea progresivă a perilor, de la frunzele tinere până la cele mature.

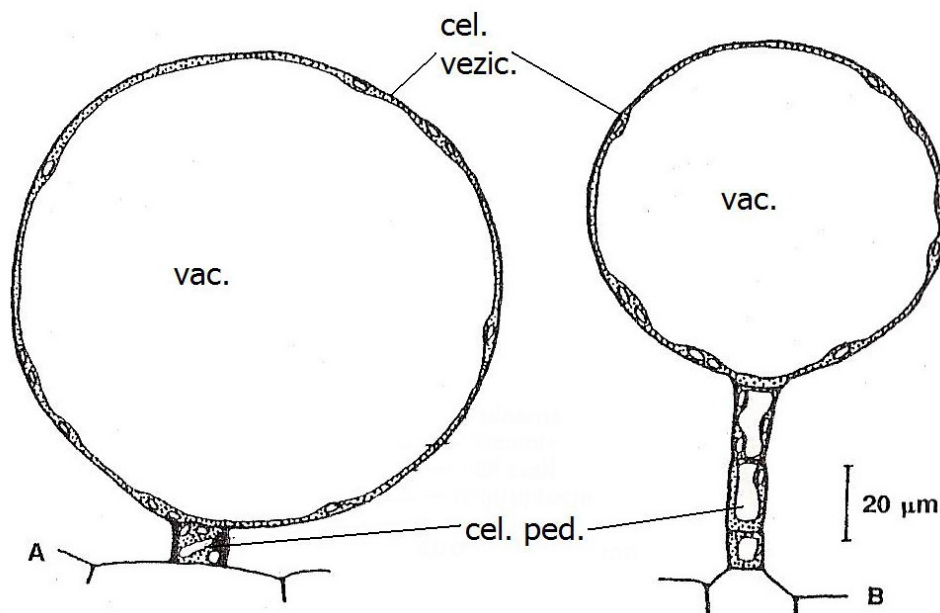


Fig. 206. Peri veziculari de *Chenopodium album* (A) și *C. murale* (B): cel. ped. – celulă „pedicel”; cel. vezic. – celulă veziculoasă; vac. – vacuolă (după Breckle, 1995).

La *Atriplex hymenelytra*, frunzele sunt polimorfe și au capacitatea de a reflecta razele soarelui datorită prezenței acestor peri veziculari, care acoperă ambele epiderme ale limbului. Această specie este un arbust care vegetează în locuri joase, uscate și alcaline, cum ar fi Death Valley din Deșertul american Mojave (Rundel și Gibson, 1996).

Peri veziculari sunt prezenți și la *Atriplex mollis* și *A. vesicaria*; sărurile sunt eliminate în acești peri acumulatori pentru a reduce excesul lor (Wickens, 1998).

Orcutt și Nilsen (2000) considerau perii salini ca fiind trichomi specializați, formați din două celule: celula-bladder și cea „pedicel” (fig. 208). Ultima are o ultrastructură care amintește de celulele de transfer ale glandelor, în vreme ce cea-bladder, are o vacuolă foarte mare, care poate atinge până la 200 μm în diametru. În unele cazuri, celula veziculoasă conține o cantitate foarte mare de săruri; de exemplu, la *Atriplex halimus*, concentrația sărurilor din această celulă poate fi de până la 60 de ori mai mare decât cea din restul frunzei. În aceste situații, perii veziculari joacă rol doar de „rezervor” de depozitare a sării; sarea este îndepărtată prin ruperea perilor, care pot fi formați de mai multe ori în viața frunzei.

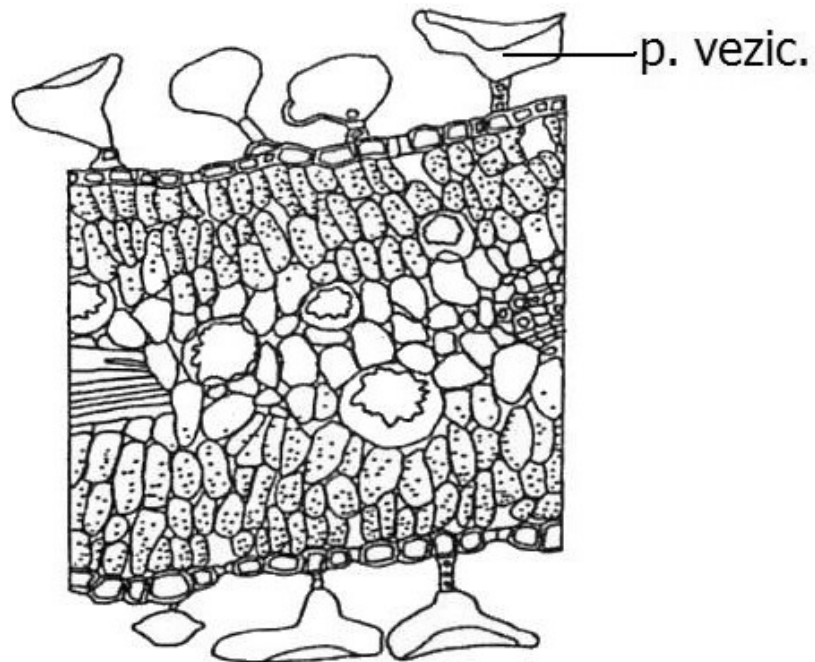


Fig. 207. Peri veziculari (p. vezic.) de *Rhagodia baccata* (după Wickens, 1998).

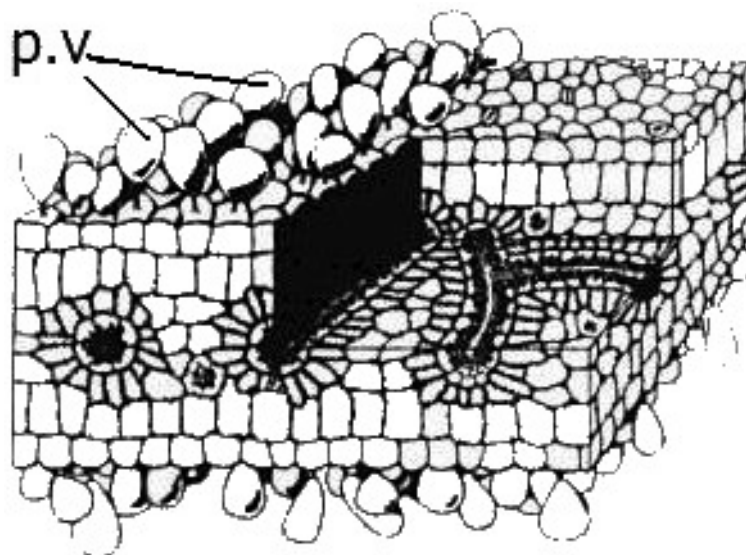


Fig. 208. Peri veziculari (salini) (p.v) la *Atriplex spongiosa* (după Orcutt, Nilsen, 2000) (vedere tridimensională).

Batanouny (2001) a pus în discuție prezența glandelor și a perilor salini la specii de *Atriplex* și *Halimione*, specii care vegetează în habitatele saline din deșerturi; aceste structuri ajută speciile care le posedă să facă față unor concentrații ridicate de săruri, iar funcția care li s-a atribuit inițial a fost aceea acviferă. Pe lângă aceste structuri, succulența poate interveni ca mecanism suplimentar în contextul adaptărilor la salinitate, însă, ca regulă generală, succulența apare doar atunci când perii sunt slab reprezentați la aceeași specie, sau atunci când perii se dovedesc a fi un mecanism inefficient.

Aceste observații susțin ipoteza pe care am emis-o cu altă ocazie (Grigore, 2008a), când am afirmat că una și aceeași specie de halofită nu poate prezenta, în principiu, *concomitent*, două strategii adaptativ-ecologice, cum ar fi, de pildă, secreția și succulența. E posibil ca evoluția să fi selectat și avantajat anumite mecanisme adaptative în funcție de anumiți factori ecologici, care s-au conservat de-a lungul vremii.

Structuri glandulare (secretoare) de săruri au fost evidențiate și studiate la grupe de halofite ce populează regiuni aride și salinizate/metarifere din Uzbekistan (Toderich *et al.*, 2002). Studiile referitoare la aceste structuri sunt deosebit de utile, deoarece se are în vedere fitoremedierea acestor suprafețe salinizate sau contaminate cu metale grele; în acest sens sunt necesare date referitoare la adaptările halofitelor și la posibilitatea lor de a fi folosite de către om. Cu acest prilej se poate descrie o nouă categorie „ecologică” de halofite, și anume *metahalofitele*.

S-a demonstrat că glandele sunt mecanisme ce joacă un rol important în toleranța plantelor ce populează asemenea ecosisteme afectate de salinizare și contaminare cu diferite metale.

Aceste structuri secretoare sunt formate dintr-o celulă veziculoasă, atașată unui pedicel format din una sau mai multe celule; pedicelul este atașat, la rândul lui, de o celulă epidermică. Unele studii au scos în evidență faptul că pe suprafețele contaminate cu metale grele ori salinizate, secreția sărurilor este cu atât mai intensă, cu cât gradul de contaminare este mai ridicat. Deși aceste formațiuni nu sunt corelate în mod strict cu un proces secretor, ele sunt considerate de autorii citați ca fiind glande de vreme ce funcția lor este în mod evident aceea de a îndepărta sărurile, de pe frunze.

Toderich și colab. (2002) au pus în evidență formațiuni secretoare de săruri la *Salsola pestifer* (fig. 209), *S. orientalis* (fig. 210), *S. paulsenii* (fig. 211) și *S. leptoclada* (fig. 212).

De fapt, speciile de *Salsola* din aceste regiuni sunt grupate în două categorii: specii cu structuri glandulare secretoare de săruri și specii care acumulează sărurile, ceea ce corespunde de fapt celor două strategii majore din acest punct de vedere: specii care secretă și specii care acumulează săruri.

Investigațiile lui Debez, Chaibi și Bouzid (2003) referitoare la specia *Atriplex halimus* au scos în evidență faptul că la frunzele martor ale plantelor tinere, perii glandulari sunt frecvenți, dar oarecum aplatizați (turtiți) (fig. 213), în vreme ce la

plantele tratate cu soluție de 10 sau 30 g/l NaCl, perii sunt mai numeroși, cu porțiunea veziculară proeminentă (fig. 214).

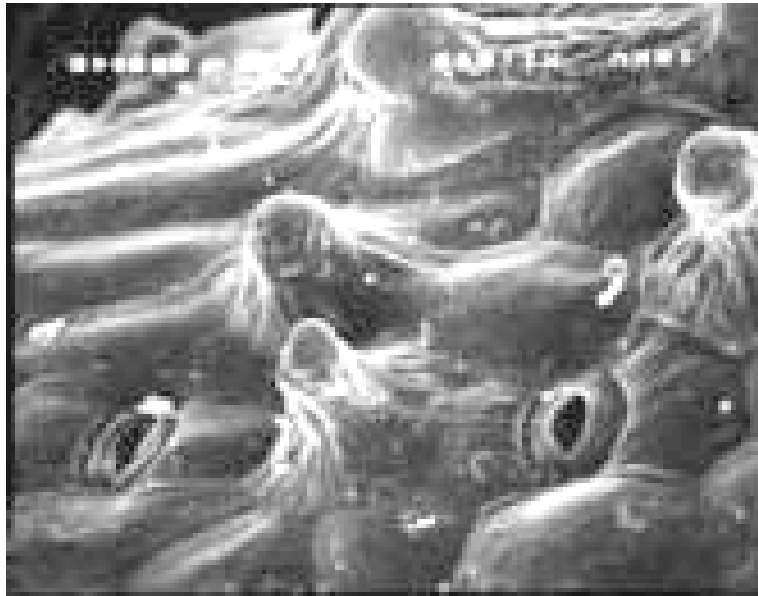


Fig. 209. Glande salifere la *Salsola pestifer* (după Toderich *et al.*, 2002).

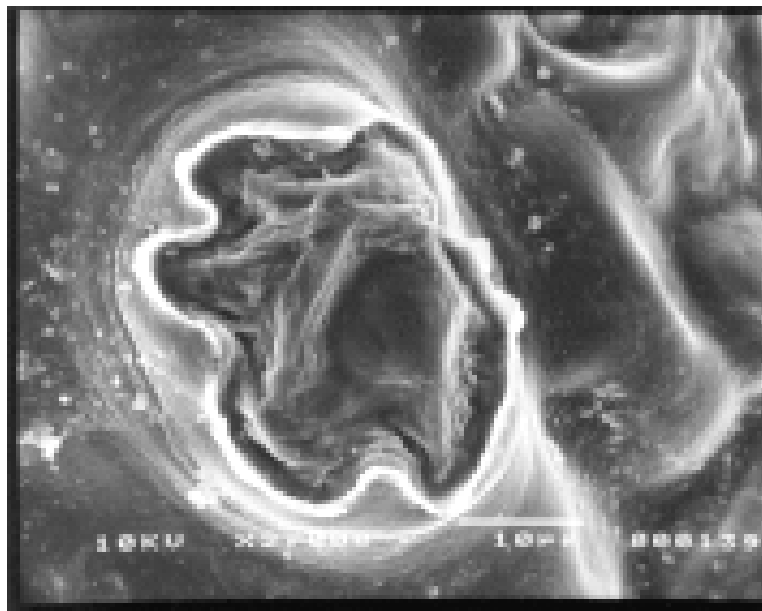


Fig. 210. Glandă salină la *Salsola orientalis* (după Toderich *et al.*, 2002).

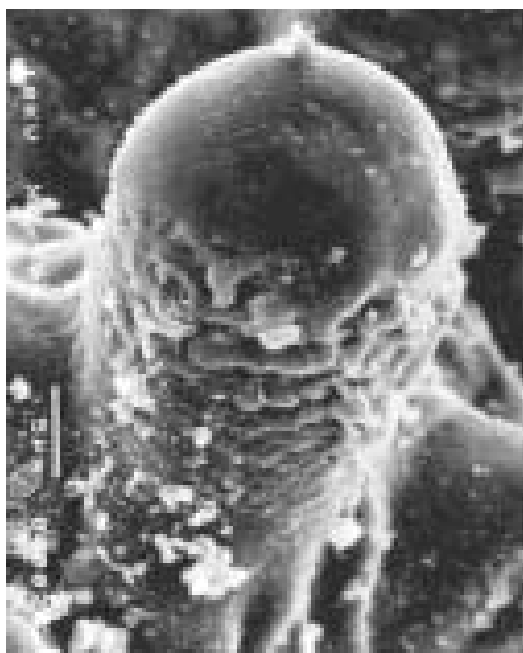


Fig. 211. Structuri secretoare la *Salsola paulsenii*
(după Toderich *et al.*, 2002).



Fig. 212. Structuri secretoare la *Salsola leptoclada*
(după Toderich *et al.*, 2002).

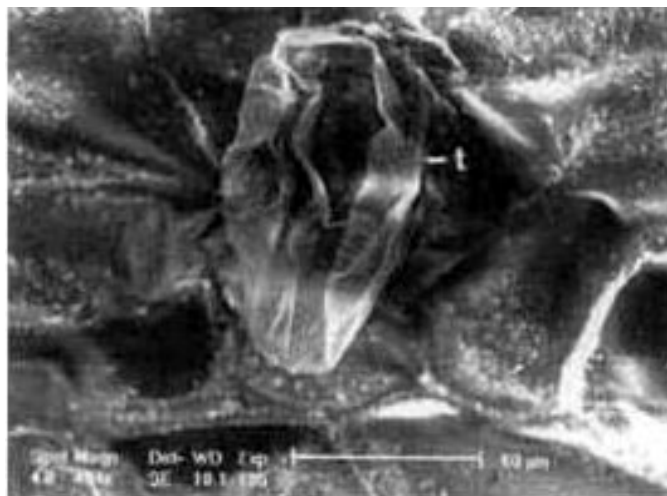


Fig. 213. Păr glandular (t), la *Atriplex halimus*, plantă-martor (netratată cu soluție salină) (după Debez, Chaibi și Bouzid, 2003).

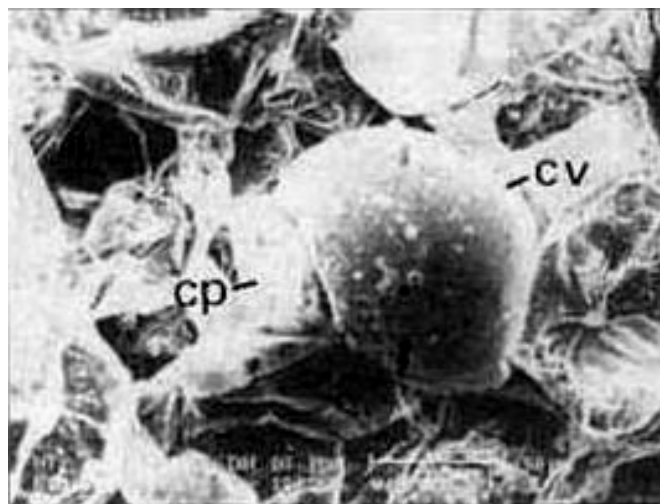


Fig. 214. Păr glandular la *Atriplex halimus*: cp – celula pedicel; cv – celulă veziculoasă, plantă tratată cu soluție salină (după Debez, Chaibi și Bouzid, 2003).

Dajic (2006) consideră perii secretori de la *Chenopodiaceae* ca reprezentând un mecanism important în vederea reglării toleranței la săruri. Celula-bladder acumulează săruri în cantități ridicate și apoi colapsează, formând o crustă de sare la suprafața frunzei (fig. 215).



Fig. 215. Suprafața frunzei, cu depuneri de sare, la *Atriplex tatarica* var. *diffusa* (după Dajic, 2006).

Evert, Esau și Eichhorn (2006) au propus o schemă structural-funcțională a perilor secretori de *Atriplex* (fig. 216). Pe figură, săgeata lungă sugerează traseul ionilor din xilemul fasciculelor conducătoare către celula-bladder a părului; săgețile scurte indică eliberarea ionilor în vacuola mare, centrală.

Frayssinet și colab. (2007) au evidențiat peri salini la *Atriplex lampa*, o specie ce vegetează în habitate aride și saline din Argentina, specie care produce o mare cantitate de biomasă, care poate fi folosită ca un bun furaj pe perioada iernii, datorită conținutului ridicat de proteină brută.

În spiritul ideii pe care am promovat-o și urmărit-o de-a lungul textului, privind terminologia adoptată în cazul acestor peri salini, autorii sus-citați folosesc termenul de glande salifere (*glanddulas de sal*). Acestea (fig. 217, 218) sunt dispuse în șiruri distincte deasupra epidermei.

Lambers, Chapin III și Pons (2008) consideră că îndepărtarea sării din frunze implică prezența perilor salini; la *Atriplex*, sarea este transportată prin plasmodesme către citosolul celulelor epidermice, apoi către celulele veziculoase din structura perilor (fig. 219). Sarea este pompată în vacuola mare, centrală, a celulei-*bladder*, pentru ca finalmente, prin colapsarea acesteia, sarea să fie îndepărtată din corpul plantei.

Cercetările noastre referitoare la unele specii de halofite au evidențiat peri salini la *Atriplex tatarica*, la nivelul epidemei limbului foliar (Grigore și Toma, 2007; 2008; Grigore, 2008a, 2008b).

Structura acestor peri este în conformitate cu cea evidențiată și de ceilalți autori, pe care am discutat-o cu referire la reprezentanții familiei *Chenopodiaceae*,

adica: o celulă-pedicel și una-*bladder*, mare, veziculoasă. În unele situații, acești peri sunt atât de abundenți, încât pe secțiunile transversale efectuate prin limbul foliar apar aglomerați, ca și cum ar fi în mai multe planuri (suprapuse) ale secțiunilor (fig. 220–223).

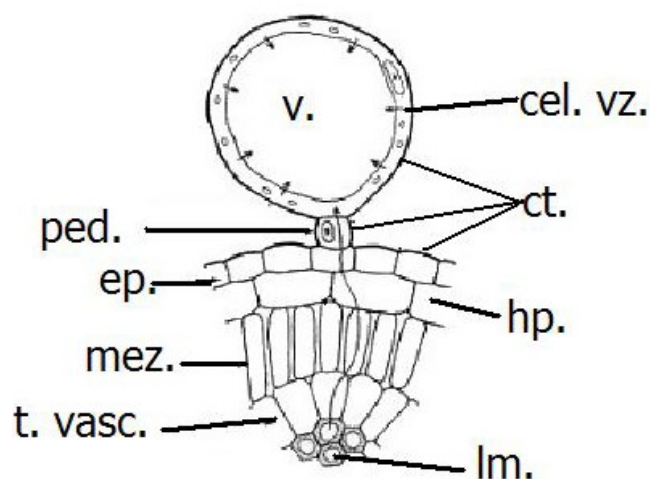


Fig. 216. Schema structural-funcțională a părului secretor de la *Atriplex*: cel. vz. – celulă veziculoasă; ct. – cuticulă; ep. – epidermă; hp. – hipodermă; lm. – lemn; mez. – mezofil; ped. – celulă pedicel; t. vascular – teacă vasculară (după Evert, Esau și Eichhorn, 2006).

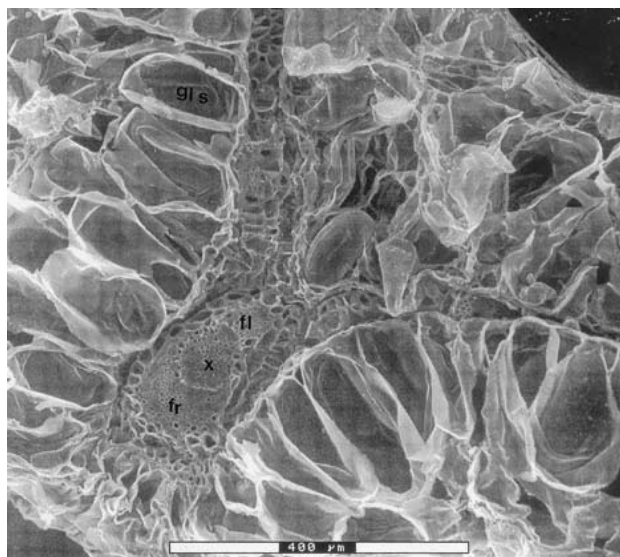


Fig. 217. Glande salifere (gl. s.) din structura limbului foliar de *Atriplex lampa*: fl. – floem; fr. – fibre de sclerenchim; x – xilem (după Frayssinet *et al.*, 2007).

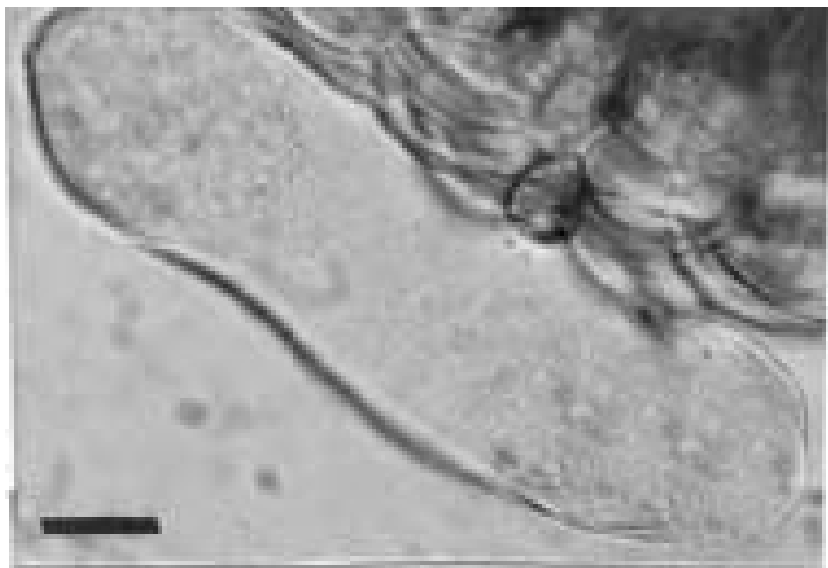


Fig. 218. Păr salin la *Atriplex lampa* (după Frayssinet *et al.*, 2007).

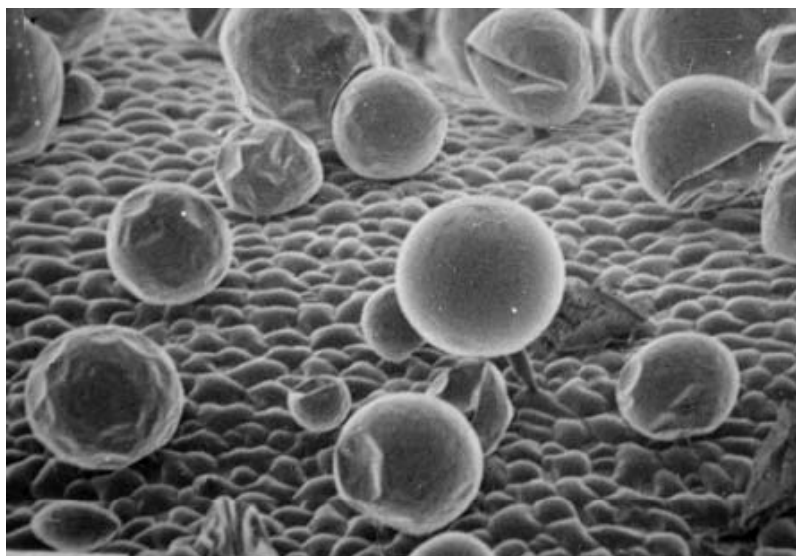


Fig. 219. Peri salini la suprafața frunzei de *Atriplex hortensis* (după Lambers, Chapin III și Pons, 2008).

Investigațiile noastre au identificat formațiuni secretoare de săruri și la *Halimione verrucifera*, atât la nivelul epidermei pețiolului (fig. 224), cât și la nivelul epidermei limbului foliar (fig. 225–228) (Grigore, 2008b).

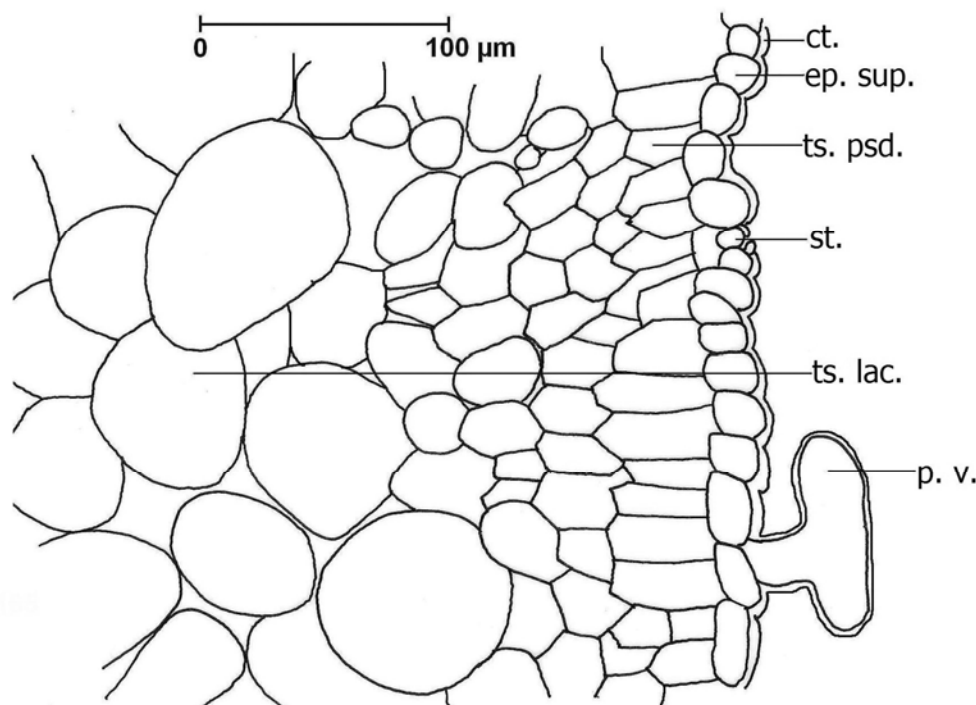


Fig. 224. Porțiune din structura pețiolului de *Halimione verrucifera*: ct. – cuticulă; ep. sup. – epidermă superioară; p. v. – păr vezicular; ts. lac. – țesut lacunos; ts. psd. – țesut palisadic; st. – stomată (după Grigore, 2008b).

Relativa cutinizare a pereților laterali ai celulei-pedicele l-a determinat pe Lüttge (1971) să compare acești pereți cu benzile caspariene ale endodermei rădăcinii (fig. 229).

La *Atriplex*, sărurile se acumulează în celula veziculară și, prin ruperea ulterioară a acesteia, ele sunt eliberate la suprafața frunzei; este un mecanism diferit față de cel care guvernează secreția la tipul glandular *Limonium-Tamarix*.

Deși este o ipoteză interesantă, aceasta a fost mult dezbătută și controversată, iar investigații suplimentare au demonstrat caracterul relativ al acestui model.

Cu toate acestea, au fost elaborate și alte modele referitoare la circuitul general al sării prin corpul plantei, de la nivelul rizosferei până la organele aeriene; aceste scheme sunt foarte utile pentru a putea privi într-o manieră integrată strategiile adaptative, anatomice și fiziologice, pe care o plantă le adoptă pentru a putea face față concentrațiilor ridicate de săruri.

Astfel, Gorham, Wyn Jones și McDonnell (1985) au propus scheme integrate ale mecanismelor de reglare a transportului sării la nivelul rădăcinii (fig. 230), al frunzei (fig. 231) și al întregului organism vegetal.

Relevanța acestora în relație cu structurile secretoare este foarte ridicată, câtă vreme nu putem privi adaptările halofitelor la salinitate la toate nivelurile decât într-o manieră holistică. În plus, asemenea scheme sunt foarte utile pentru a putea înțelege posibilele moduri de funcționare a glandelor, care sunt complicate și intens dezbătute și în zilele noastre.

Este aproape cert că nu există o singură teorie care să explice modul de funcționare a structurilor secretoare.

Modul de funcționare a glandelor în general, și a acestor peri veziculari de la *Atriplex* în particular, a ridicat foarte multe semne de întrebare, fiind avansate mai multe ipoteze. Raportându-ne la figura 230, putem afirma că absorbția ionilor în sistemul de transport începe la nivelul plasmalemei celulelor radiculare; există, în general, un punct de vedere unanim în privința faptului că simplastul rădăcinii (compartimentele citoplasmatică interconectate ale celulelor corticale radiculare) reprezintă calea operațională prin intermediul căreia ionii sunt transferați în fluxul xilemic.

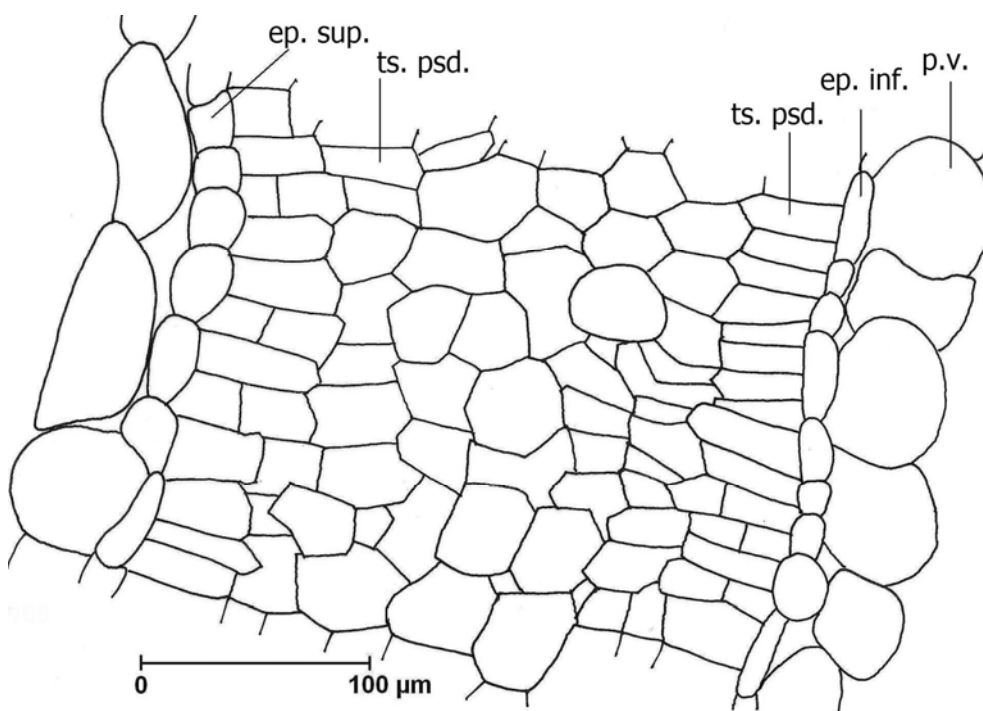


Fig. 225. Secțiune transversală prin limbul foliar de *Halimione verrucifera*: ep. inf. – epidermă inferioară; ep. sup. – epidermă superioară; p. v. – păr vezicular; ts. psd. – țesut palisadic (după Grigore, 2008b).

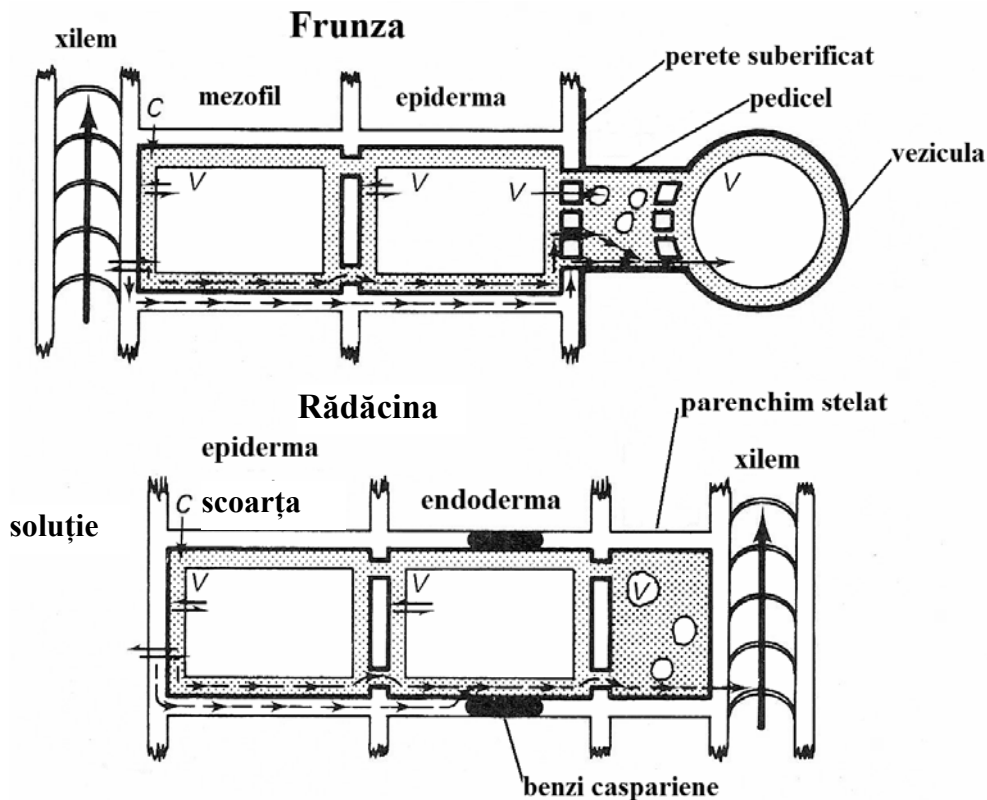


Fig. 229. Model comparativ de transport al soluției (saline) prin frunză și rădăcină, reliefând anumite analogii în ceea ce privește calea simplastică sau apoplastică a soluției.

Calea apoplastică pare să fie împiedicată de suberina prezentă în benzile caspariene și în pedicelul celulei veziculare

(săgeata indică sensul deplasării soluției); C – citoplasmă; V – vacuolă
(adaptat după Lüttge, 1971 și Osmond, 1979).

Și în frunză, calea simplastică pare că joacă un rol foarte important în excreția ionilor și, probabil, este implicată și în retranslocarea în floem, mecanism neelucidat complet. Nu este clar nici dacă ionii sunt transferați din simplast în fluxul xilemic prin eliberarea lor pasivă în vasele de lemn (moarte), sau în celulele de parenchim lemnos (vii).

Cu toate acestea, cercetările au scos în evidență faptul că există un continuum apoplastic de la celulele mezofilului către celulele glandulare; ionii se pot deplasa în apoplast, dar sunt incapabili să pătrundă în simplast.

Existența unui continuum simplastic între mezofil și celulele glandelor a fost de asemenea demonstrată; una din concluziile la care s-a ajuns a fost că sărurile se pot deplasa către glande atât simplastic, cât și apoplastic.

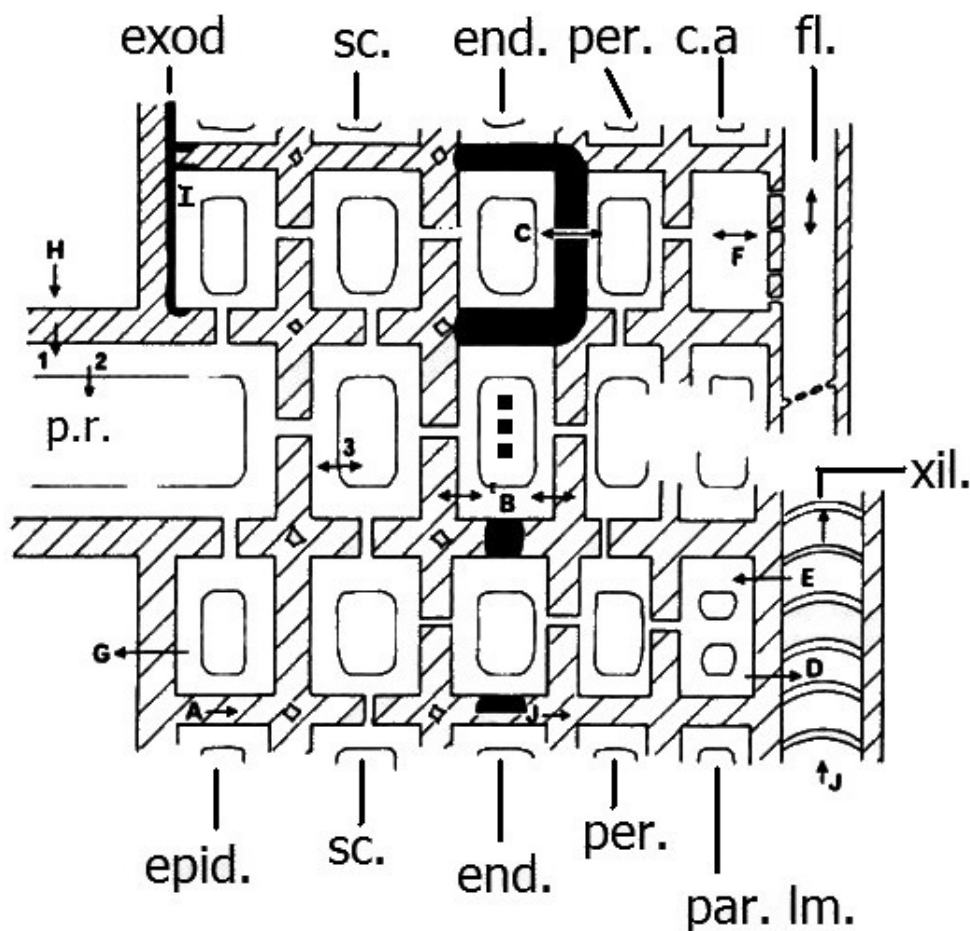


Fig. 230. Schema generală a mecanismelor care asigură toleranța la săruri în rădăcină: c. a – celule anexe ale liberului; end. – endodermă; epid. – epidermă; exod. – exodermă; fl. – floem; par. lm. – parenchim lemnos; per. – periciclul; sc. – scoarță; xil. – xilem; p. r. – păr radicular absorbant; 1 – transport selectiv al ionilor prin plasmalema; 2 – transport selectiv al ionilor prin tonoplast; 3 – fenomen de schimb ionic; A – deplasare apoplastică a soluției în scoarță; B – trecerea forțată a ionilor prin membrane/plasmodesmele endodermei; deplasarea la nivelul endodermei are loc prin simplast sau apoplast, ori printr-o serie de plasmaleme și tonoplaste; cele trei pătrățele negre indică o celulă de pasaj a endodermei; C – trecerea forțată a soluției prin plasmodesmele endodermei secundare (în cazul dicotiledonatelor) și terțiare (în cazul monocotiledonatelor); D – încărcarea selectivă și activă a soluției în xilem; E – descărcarea selectivă și activă a soluției din xilem prin celule de transfer; F – deplasarea activă a ionilor în floem; G – exportul soluției din rădăcini; H – efectul masei fluxului de apă asupra soluției la suprafața rădăcinii și în apoplast; I – suberificarea celulelor hipodermice, pentru a forma exodermă, la monocotiledonate; la dicotiledonate, funcția endodermei sau exodermei este preluată de peridermă; J – sensul soluției în xilem (preluat și adaptat după Gorham, Wyn Jones și McDonnell, 1985).

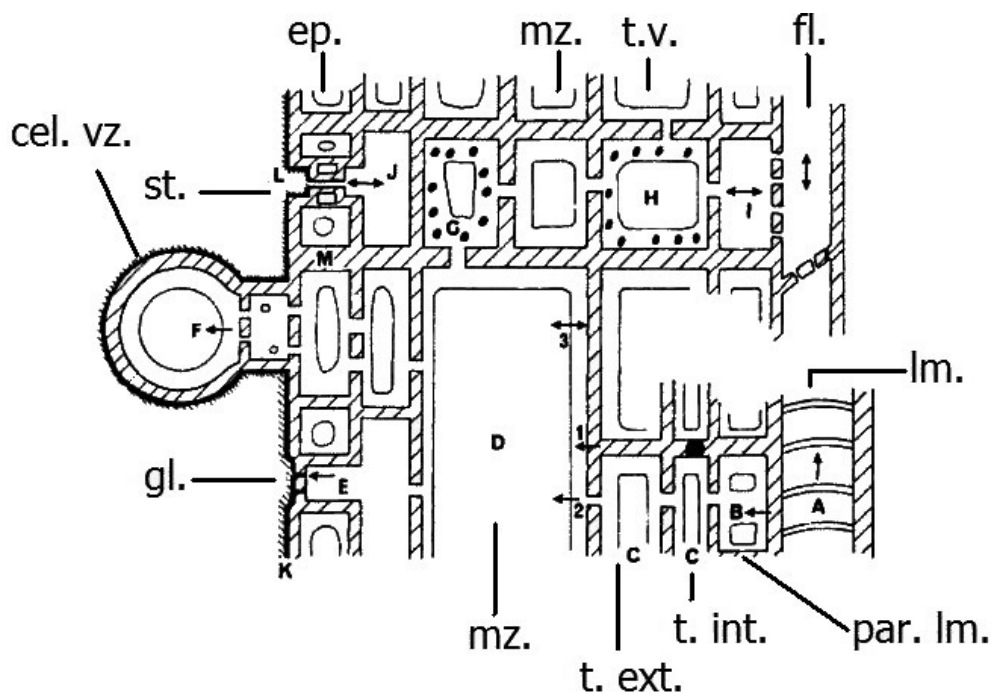


Fig. 231. Localizarea și implicațiile mecanismelor care intervin în toleranța la săruri, la nivelul frunzei: cel. vz. – celulă veziculară; ep. – epidermă; fl. – floem; gl. – glandă; lm. – lemn; mz. – mezofil; par. lm. – parenchim lemnos; t. ext. – teacă vasculară externă; t. int. – teacă vasculară internă; t. v. – teacă vasculară; st. – stomată; 1 – transport selectiv al ionilor prin plasmalema; 2 – transport selectiv al ionilor prin tonoplast; 3 – fenomen de schimb ionic; A – compoziția sevei brute; B – descărcarea ionilor la nivelul xilemului; C – teacă vasculară, cea internă suberificată, la *Puccinellia peisonis*; D – suculență, asociată cu acumularea ionilor de Na^+ și Cl^- în vacuolă; E – glandă salină; F – păr salin/celulă epidermică veziculară; G – sechestrarea în cloroplaste și efectele potențialului fotosintetic; H – fotosinteza de tip C_4 ; I – deplasarea selectivă a soluției în floem; aprovizionarea către regiunile apicale și recuperarea nutrienților din frunzele bătrâne; J – efectele rezistenței stomatice și a mezofilului față de schimburile gazoase; K – efectele pierderii cuticulare a apei, ceară cuticulară; L – efectele pierderii stomatice a apei – xeromorfoză; efectele temperaturii foliare; M – sarea în apoplastul frunzei (preluat și adaptat după Gorham, Wyn Jones și McDonnell, 1985).

După cum am mai afirmat, s-a observat că pereții laterali ai „pedicelului” de la părul vezicular de *Atriplex* sunt cutinizați, ceea ce l-a determinat pe Lüttge (1971) să propună analogia acestor pereți cu benzile caspariene din structura endodermei rădăcinii. Cu toate acestea, studiile lui Smaoui (1971) și Thomson (1975; a se vedea și figura 203) au demonstrat că acești pereți laterali nu sunt în întregime cutinizați. Deși părea un aspect esențial în înțelegerea modului de funcționare a părului secretor de la *Atriplex*, se pare totuși că implicarea cutinizării pereților în acest mecanism secretor este relativă; la speciile acestui gen, sărurile se acumulează inițial în vacuola mare a celulei veziculare, fiind apoi eliminate prin

ruperea veziculelor, fiind astfel eliberate la suprafața organelor aeriene. Printr-un astfel de mod de secreție, sărurile nu sunt eliberate direct în pereții celulari, cum este cazul glandelor din categoria *Tamarix-Limonium*; în acest fel, ar dispărea și problema împiedicării sării să ia calea inversă, către celulele mezofilului.

Fahn (1988), caracterizând celulele secretoare, afirma că o trăsătură aproape comună a perilor secretori este **completa** (subl. n.) cutinizare a pereților celulei-pedicel, asemănătoare cu cea care apare în pereții celulelor endodermice din rădăcină. Prezența acestor „celule endodermice” (orig., *op. cit.*) în celulele perilor secretori sugerează, conform părerii autorului sus-citat, că deplasarea substanței secretate către trichomi are lor **exclusiv** (subl. n.) pe cale simplastică și că revenirea materialului secretat înapoi în plantă, pe cale apoplastică, ar fi împiedicată.

În ciuda modelului propus de Lüttge (1971), preluat și dezvoltat apoi de alți autori, Thomson (1975) este de părere că nu există totuși dovezi fiziologice că transportul apoplastic nu are loc, cel puțin la nivelul glandei; mai mult chiar, se pare că nu există nici dovezi electrono-microscopice că pereții celulari care ajung la glande ar fi cuticularizați, împiedicând astfel transportul apoplastic către zona de transfuzie dintre celulele interne ale glandei și celulele colectoare.

3.8. CELULE EPIDERMICE VEZICULARE (CEV) LA SPECII DIN FAMILIA AIZOACEAE (MESEMBRYANTHEMACEAE)

O altă specie care prezintă structuri acumulator-secretoare este *Mesembryanthemum crystallinum* (familia *Aizoaceae*²²), specie care vegetează în habitate aride și saline (deșerturi salinizate).

Această specie are o istorie foarte interesantă, legată de prezența acestor peri veziculari care acumulează apă și săruri; funcția acestora a fost mult discutată și controversată. Poate că nici o altă specie din cele pe care le-am pus în discuție până acum nu a atras și menținut atenția din cele mai vechi timpuri, așa cum a făcut-o *M. crystallinum*; merită să ne oprim mai pe larg la literatura care se referă la această specie, deoarece numai astfel vom putea înțelege importanța acestor peri în „edificarea” istoriei acestui gen. Trebuie spus încă de la început că denumirea de *crystallinum* are legătură cu secreția specifică a acestor peri veziculari.

Astfel, denumirea speciei apare încă de la Linné (1753), care o numește *M. crystallinum*, fără a da nici o informație, în descrierea speciei, care să poată explica alegerea acestei denumiri specifice.

²² Deși actualmente genul *Mesembryanthemum* este inclus în familia *Aizoaceae*, se pare că există încă unele controverse legate de sinonimizarea celor două familii; există unii taxonomiști care mențin încă genul *Mesembryanthemum* în familia *Mesembryanthemaceae*, ca familie distinctă (n. n.).

Din literatura pe care am consultat-o în legătură cu această problemă am găsit o primă referire, explicație, într-o lucrare din 1796, a lui Plenk, într-un dicționar de terminologie botanică; frunzele de la *M. crystallinum* sunt caracterizate ca fiind *papulosa* sau **vesiculosa** (subl. n). Este prima conexiune între caracterizarea frunzei, denumirea speciei și o caracteristică a plantei care induce acest caracter cristalin al părților aeriene.

Începând cu secolul al XIX-lea, majoritatea lucrărilor de botanică caracterizează această specie, făcând referire la aspectul extern al plantei. Astfel, Smith (1814) descrie planta ca fiind „papiloasă, acoperită cu **tuberculi** (n. n.) fini; Doyle (1836) apreciază planta ca fiind „remarcabilă pentru substanțele transparente, **glandulare**, îngroșate, de pe suprafața frunzei, amintind de stropii **înghețați** de rouă”.

Cu această ocazie facem și o altă observație interesantă; în engleză, planta este numită „Ice-plant” (plantă de gheață, aproximativ), iar în franceză, „Glaciale” (Aigret, 1911), sau „plante à la glace” (Krombach, 1875), deci tot „plantă de gheață”. Motivul este, fără îndoială, faptul că secreția acestor peri, cristalizată la suprafața frunzei, a fost asemănată cu picăturile de rouă sau de apă înghețate. Mai mult decât atât, denumirea populară românească a acestei specii ornamentale este tot în spiritul ideii enunțate mai sus; astfel, planta este numită: „gheață, floare de gheață, ghețară, ghețișoară, ghiatară, iarbă de gheață” (Borza, 1968). Este foarte posibil să avem de-a face, în această situație, cu un caz de convergență psiho-lingvistică, la nivelul inconștientului colectiv, al diferitelor popoare, fără contacte culturale evidente, care ar putea explica eventual, o posibilă „contaminare” lingvistică.

Loudon (1842) caracteriza specia ca fiind „remarcabilă pentru protuberanțele mici, globuloase, sau mai degrabă veziculoase, umplute cu soluție apoasă fină, care se întinde pe întreaga suprafață a plantei, lăsând impresia că este acoperită cu **gheață**”. Treptat-treptat, autorii încep să ofere informații suplimentare cu privire la natura produsului secretat.

Lindley (1846) aprecia că această specie reține atenția datorită „abundenței pustulelor acvifere cu care planta este acoperită”, atribuind deci acestor peri o funcție acviferă. În plus, afirmă că în Spania acest taxon este recoltat pentru a se obține soda, folosită în fabricile de sticlărie.

Din literatura consultată de noi, se pare că primul care a încercat să determine natura produsului secretat de peri veziculari este Voelcker (1850). Proeminențele epidermice cu care frunzele și tulpinile apar acoperite sunt privite ca niște structuri glandulare. Rezultatul investigațiilor făcute de Voelcker au confirmat natura apoasă a secreției, dar se pare că produsul secretat conține și câteva substanțe în soluție. Această observație este foarte interesantă deoarece lasă să se înțeleagă că este vorba de o secreție de săruri, care reprezintă, într-adevăr, ioni în soluție apoasă. Autorul citat a recoltat lichidul secretat și l-a filtrat, însă chiar și așa nu a obținut un filtrat limpede. Prin încălzire au fost separați „fulgi albi”, considerați probabil de

natură proteică, de vreme ce Voelcker îi consideră identici cu „albumenul vegetal”²³. Acești fulgi, filtrați din nou, au fost supuși unei evaporări care a lăsat în urmă un reziduu brun, foarte **higroscopic**. Și aceasta este o observație foarte interesantă, în contextul explicării ulterioare a funcției acestor peri veziculari.

Heck (1851), în enciclopedia sa, preciza despre această specie că „este cultivată în sere (fiind și o plantă ornamentală, n.n.), numele de *ice-plant* datorându-se aspectului particular al frunzelor”.

Pappe (1857) descria specia ca având „tulpini” acoperite de pustule mari”, care conțin o mare cantitate de Ca CO_3 .

Wood (1861) aprecia că planta are „frunzele acoperite de protuberanțe verucoase”, ca picăturile de gheață, care dau plantei un aspect foarte particular.

Pentru Breck (1866), această specie are „frunze cărnoase, dând aspectul unor cristale de gheață, foarte strălucitoare la soare”; Gray (1869) considera pe *M. crystallinum* ca o plantă remarcabilă pentru „micile excrescențe, strălucitoare, care acoperă planta, asemănătoare cu bruma sau gheața”.

Arabii și barbarinii recoltau această specie pentru a extrage, prin uscare, soda; acest lucru era posibil datorită „mamelanelor cristaline, transparente”, cu care planta este acoperită (Linden și André, 1870).

Referitor la funcția acestor peri, Pouchet (1883) a făcut o observație interesantă: el a presupus că unele plante pot să-și asigure substanțele nutritive exclusiv din atmosferă. În zilele arzătoare de vară din Grecia a întâlnit covoare întinse de *M. crystallinum* pe cele mai aride stânci; deși nu mai plouase de o lună, aceste plante manifestau o prospețime remarcabilă, datorită frunzelor acoperite de o pătură de cristale de „gheață”. Acestea se datorează dezvoltării excesive a celulelor epidermice ale plantei, asemănătoare cu multe „umflături” mici care înmagazinează apă lichidă.

Se pare că printre primii care au figurat aceste structuri veziculare, se numără Volkens (1887). Acesta le-a evidențiat la *Mesembryanthemum crystallinum* (fig. 232), atât în frunză (fig. 233), cât și în tulpină (fig. 234), la *M. forskalii* (fig. 235 și fig. 236), *M. nodiflorum* (fig. 237) și *Aizoon canariense* (fig. 238).

Acești peri sunt priviți ca o adaptare a acestor specii la mediile de viață deșertice.

Literatura botanică de la sfârșitul secolului XIX și începutul secolului XX continuă „tradiția” descrierii speciei *Mesembryanthemum crystallinum* în relație implicită cu o structură particulară, care determină o secreție asemănătoare cristalelor de gheață.

Rattan (1896) descrie planta ca având „frunze lățite, acoperite cu papile alunecoase”. Eastwood (1897–1900) într-un studiu de floră și vegetație, citează în dreptul acestei specii o altă botanistă, și anume pe Trask; aceasta a relatat despre *M. crystallinum* că vegetează pe stânci, și că pe parcursul expediției botanice

²³ Limbajul folosit trebuie privit și înțeles ca unul la nivelul anilor 1850 (!).

efectuate de aceasta din urmă, „mergând în pantofi și jambiere, acestea au fost **udate** (subl. n.) de seva (speciei, n. n.), ceea ce a făcut urcarea pe stânci periculoasă” (sic!).



Fig. 232. Aspectul macroscopic al speciei *Mesembryanthemum crystallinum*; se pot observa „verucozitățile” de pe suprafața plantei, aspect conferit de prezența perilor acviferi (după Abrams, 1944).

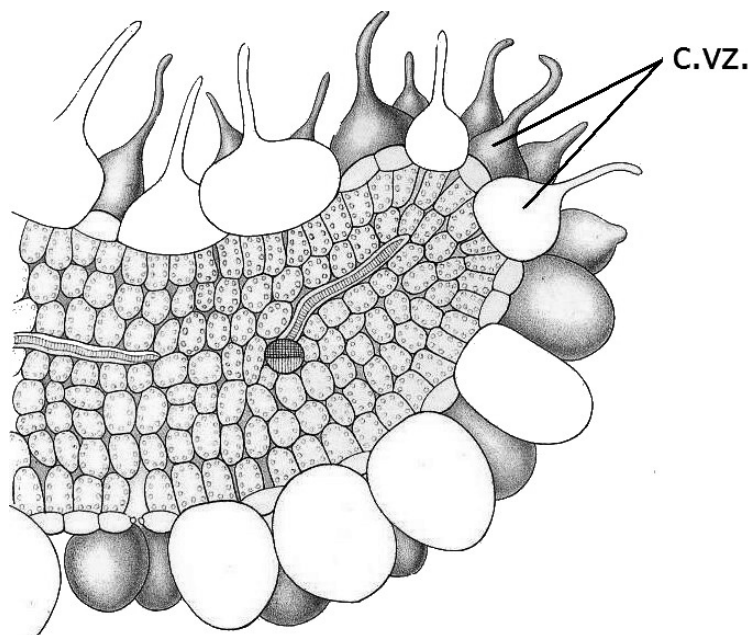


Fig. 233. Celule veziculare (c. vz.) în structura frunzei de *Mesembryanthemum crystallinum* (după Volkens, 1887).

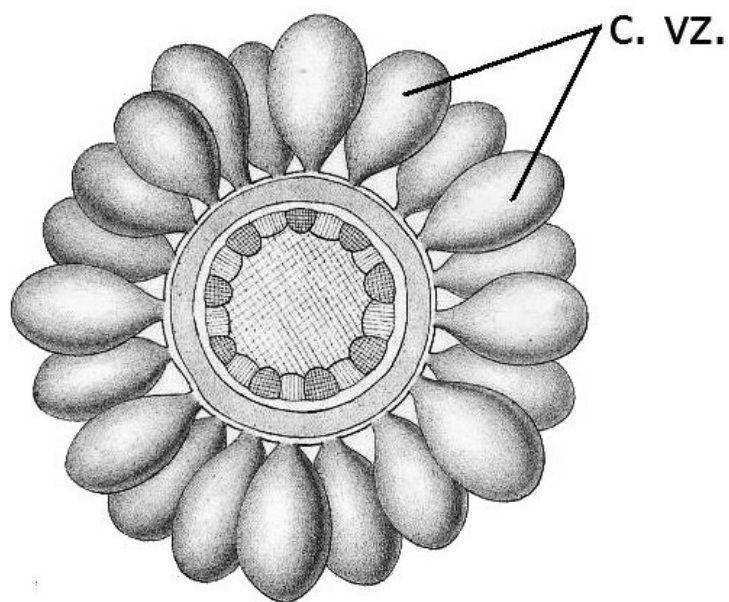


Fig. 234. Celule veziculare (c. vz.) în structura tulpinii de *Mesembryanthemum crystallinum* (după Volkens, 1887).

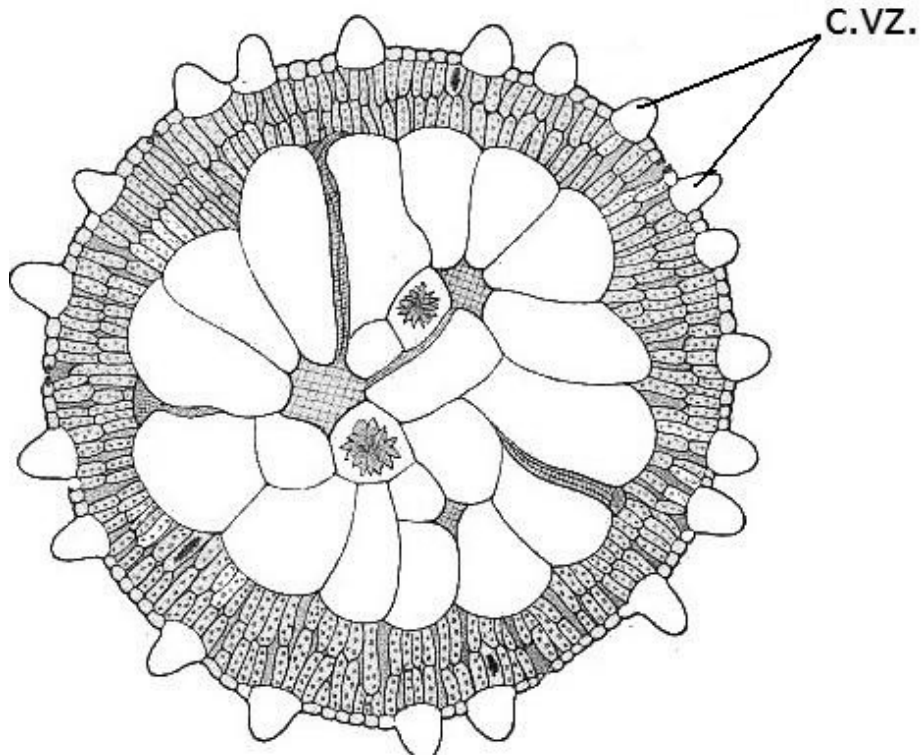


Fig. 235. Celule veziculare (c. vz.) în structura frunzei de *Mesembryanthemum forskalii* (după Volkens, 1887).

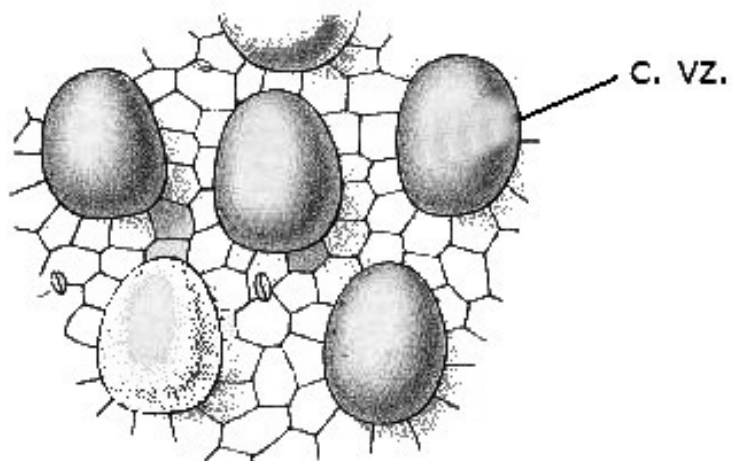


Fig. 236. Celule veziculare (c. vz.) în structura frunzei de *Mesembryanthemum forskalii*, vedere de față (după Volkens, 1887).

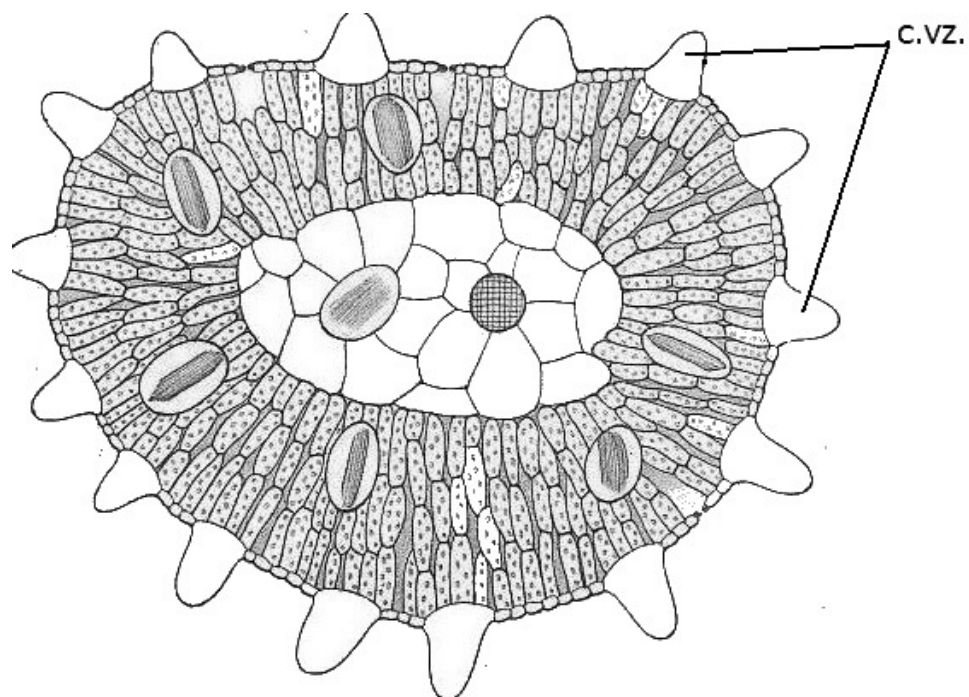


Fig. 237. Celule veziculare (c. vz.) în structura frunzei de *Mesembryanthemum nodiflorum*, (după Volkens, 1887).

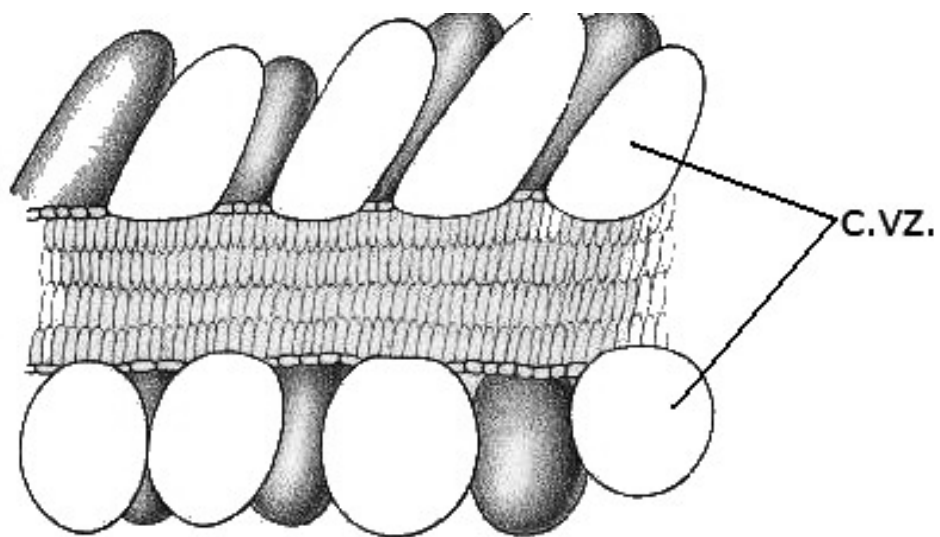


Fig. 238. Celule veziculare(c vz.), în structura frunzei de *Aizoon canariense*, (după Volkens, 1887).

Dincolo de farmecul exprimării în spiritul relatărilor botanice ale vremii, un aspect foarte important este subliniat în mod implicit: „seva” în discuție nu poate fi altceva decât soluția acumulată în perii veziculari, și secretată la exterior cu prilejul contactului cu părțile exterioare plantei..

Pentru Carpenter (1901), denumirea speciei se datorează „aspectului particular al suprafeței acesteia, care pare să fie acoperită cu picături de rouă înghețată”.

Schimper (1903) considera perii veziculari de la *M. crystallinum* ca o adaptare xerofitică, fiind celule acvifere izolate, care reprezintă, de altfel, o trăsătură mult mai rară decât țesutul acvifer propriu-zis; la specia citată, unele celule epidermice proeminând mult, formând vezicule acvifere mari.

Aceste celule acvifere vii rămân totdeauna umplute cu protoplasmă și suc celular, neconținând în nici un caz aer. Volumul de apă stocat variază în limite foarte largi. Conform lui Schimper (1903), atunci când transpirația este slabă, aceste vezicule sunt umplute cu apă, adică noaptea sau când cerul este întunecat; în vreme ce atunci când transpirația este intensă, veziculele aprovizionează celulele asimilatoare cu apă, după care colapsează.

Black (1909) descria specia ca o „plantă acoperită de **papile** strălucitoare fine”, iar Jepson (1909), ca una „cu frunze acoperite de **vezicule** cristaline”, ca picăturile de rouă. Tot acoperită de papile „strălucitoare albe” o caracteriza și Britton (1918).

Chermeson (1910) caracteriza specia *M. crystallinum* ca fiind una de nisipuri litorale și deșertice; particularitatea ei cea mai interesantă este că anumite celule epidermice sunt umflate foarte mult, fiind deci veziculoase, reprezentând astfel rezervoare acvifere.

Haberlandt (1914) a pus în discuție veziculele acvifere de la *M. crystallinum* ca o adaptare a plantelor xerofile, ale căror celule epidermice pot să-și mărească volumul uneori, având rol acvifer. Numele plantei (*Ice plant*) se datorează, firește, acestor celule veziculoase, acvifere (fig. 239).

Și Skene (1924) atribuia tot o funcție acviferă acestor „peri” de la *M. crystallinum*, afirmând că apa „este depozitată în perii modificați, vezicule celulare uriașe, care acoperă suprafața frunzei, conferindu-i un aspect curios, alunecos”. Foster (1949) considera că aceste vezicule sunt atât de mari și de numeroase, încât lasă impresia că planta este acoperită cu gheață.

Abrams (1944) aprecia că planta „este acoperită intens de papile strălucitoare transparente”, așa cum se poate observa și în figură. Grehan și Rickett (1964) afirmă că numele popular al plantei se datorează „proiecțiilor²⁴ strălucitoare de pe suprafața frunzei și a tulpinii”.

²⁴ Deși termenii folosiți de autorii ale căror lucrări le-am consultat sunt foarte diferiți („papile, proiecții, vezicule, tuberculi, mameloane, excrescențe, cristale, protuberanțe, pustule”), un lucru este clar: unitatea acestui limbaj este conferită de faptul că toții autorii au încercat să sugereze că este

De altfel, trebuie spus că au fost descrise două tipuri de bază ale epidermei, în cazul reprezentanților familiei *Mesembryanthemaceae* (*Aizoaceae*), corelat și cu particularitățile acestor peri veziculari.

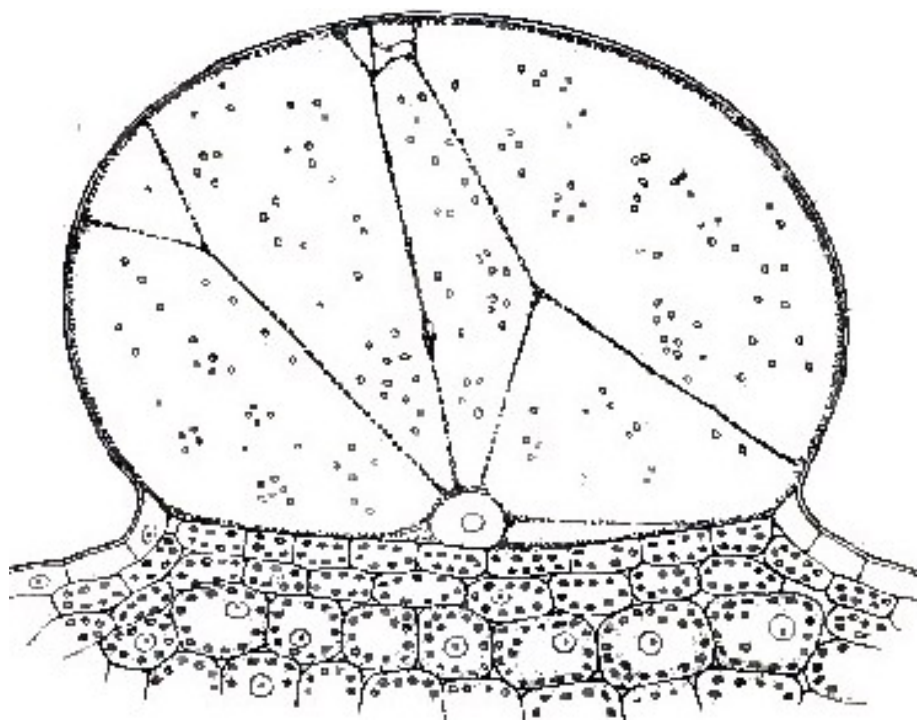


Fig. 239. Celulă acviferă (veziculoasă) pe suprafața frunzei de *Mesembryanthemum crystallinum* (după Haberlandt, 1914).

Astfel, Ihlenfeldt și Hartman (1982) (cit. de Fahn și Cutler, 1992) au descris următoarele tipuri:

1. tipul *idioblast* al epidermei, caracterizat prin prezența unor celule epidermice mult mărite (veziculele în discuție), considerate idioblaste datorită caracterului lor izolat (neorganizate într-un țesut acvifer propriu-zis). Aceste vezicule, cu pereții externi subțiri, proemină de regulă deasupra nivelului celulelor epidermice obișnuite;
2. tipul epidermic *xeromorfic*, la care, alături de caracteristicile xeromorfe obișnuite, se întâlnesc și cristale de oxalat de calciu în pereții externi ai celulelor epidermice.

vorba de structuri particulare, *emergente* ale epidermei, care dobândesc în acest fel o funcție specială, cea acviferă.

Cele două tipuri epidermice de bază prezintă diferențe și în ceea ce privește proprietățile optice. Tipul idioblast are o rată scăzută a reflexiei, iar cel xeromorfic, una ridicată, probabil datorită prezenței cristalelor de oxalat de calciu.

Celulele idioblaste par să fie implicate în absorbția apei din atmosferă, pe timpul nopții, ceea ce poate compensa pierderile de apă din timpul zilei. La unele genuri (*Aptenia*), aceste celule pot să-și schimbe forma, în concordanță cu aprovizionarea plantei cu apă. Este posibil ca aceste celule să influențeze, direct sau indirect, dinamica stomatelor pe timpul nopții.

Numeroasele mitocondrii, cloroplastele și granulele de amidon prezente în aceste celule pot sugera că ele sunt active din punct de vedere fiziologic.

Lüttge, Fischer și Steudle (1978) apreciau că eliminarea sării din țesuturile active din punct de vedere metabolic, prin intermediul glandelor salifere, la exteriorul suprafeței plantelor joacă un rol important în adaptarea halofitelor la salinitatea crescută. Totodată, perii salini și celulele veziculare de la alte specii de halofite, care elimină sărurile într-o vacuolă mare ar juca același rol.

Celulele veziculare uriașe de la *Mesembryanthemum crystallinum* au un volum de până la 2 μ l și, deși implicarea acestora în adaptarea speciei la salinitate a fost demonstrată (Steudle, Lüttge și Zimmermann, 1975; Steudle, Zimmermann și Lüttge, 1977), îndepărtarea sării din țesuturile fotosintetic active nu este încă pe deplin lămurită.

Studiul lui Lüttge, Fischer și Steudle (1978) a relevat unele aspecte foarte interesante. În primul rând, celulele veziculare de la *M. crystallinum* au o funcție evidentă în adaptarea la salinitate; ele tind să devină mai mari, acoperind din ce în ce mai mult suprafața tulpinilor și frunzelor, pe măsură ce plantele sunt supuse unor tratamente saline (fig. 240a,b).

În treacăt fie spus, această plantă a mai reținut atenția și din alt motiv: are capacitatea de a-și schimba calea fotosintetică de la C_3 către CAM, realitate interpretată de autori tot ca o adaptare la salinitate (Bohnert și Cushman, 2000). S-a observat, însă, că această trecere este independentă de veziculele menționate, deoarece ele nu participă la ritmul diurn al acumulării și degradării malatului.

În plus, s-au constatat diferențe citologice între glandele salifere, perii salini și celulele veziculare; în acestea din urmă nu a fost observată o citoplasmă bogată în organite și membrane, trăsătură caracteristică pentru glandele propriu-zise și „pedicelul” părului de la *Atriplex*. Celulele veziculare mature de la *Mesembryanthemum* sunt de fapt celule epidermice mărite (umflate), neavând pedicel. Acestea conțin, de fapt, o citoplasmă subțire, împinsă în poziție parietală datorită vacuolei mari, centrale. Nu există o barieră apoplastică în pereții celulari (ca la glande și la peri veziculari), care să prevină comunicarea cu țesuturile subiacente.

Se pare că aceste diferențe citologice între vezicule, pe de o parte și glande și peri veziculari, pe de altă parte, sunt corelate cu diferențele fiziologice, în sensul că celulele veziculare asigură toleranța la salinitate într-un mod diferit față de celelalte

structuri secretoare. Aceste observații, corelate cu altele, fiziologice, au permis să se conchidă că celulele veziculare acționează ca rezervoare acvifere periferice, asigurând protecția necesară în timpul scurt al stresului hidric, așa cum sugerase și Haberlandt (1914). S-a mai constatat că veziculele nu acumulează săruri peste nivelurile în celulele mezofilului frunzei. Studiul a mai subliniat faptul că uniformitatea potențialelor membranare din celulele veziculare și cele ale limbului, pe de o parte, și concentrațiile asemănătoare ale Cl^- , Na^+ , K^+ , ar sugera că acești ioni se află în echilibru electrochimic și circulă pasiv între cele două tipuri de celule. Volumul total al acestor vezicule poate atinge o proporție destul de ridicată (circa 25%) din volumul total al părților aeriene ale plantei. Acest compartiment celular, care nu este foarte activ din punct de vedere metabolic, dar participă la depozitarea apei și a sării²⁵, permite plantei să facă față unei concentrații ridicate de săruri. Pierderea apei prin transpirație în mediul ambient este redusă de cuticula impermeabilă a celulelor veziculare.



Fig. 240a. *Mesembryanthemum crystallinum* acoperită de vezicule – plantă nesupusă tratamentului salin (după Lüttge, Fischer și Steudle, 1978).

²⁵ Așa cum este lesne de înțeles, apa acumulată și depozitată în aceste vezicule nu este apă pură, ci cu săruri dizolvate în ea.

Observațiile lui Kramer (1979), vizând ultrastructura și frecvența plastidelor din celulele veziculare de *Mesembryanthemum*, au sugerat că acestea nu sunt foarte active din punct de vedere fotosintetic.

Adams și colab. (1998) au realizat un studiu extins în ceea ce privește creșterea și dezvoltarea la *Mesembryanthemum crystallinum*. Autorii au constatat că celulele epidermice veziculare (CEV) sunt prezente în toate organele plantei, cu excepția rădăcinii, în toate stadiile de dezvoltare, deși pot rămâne atașate la suprafața frunzei sau tulpinii, la plantele tinere, nesupuse stresului salin.

Aspectul unei celule epidermice veziculare de pe suprafața frunzei unei plante supuse stresului salin este cel din figura 241a, deși mărimea și poziția ei pot să difere în funcție de stadiul de dezvoltare.



Fig. 240b. *Mesembryanthemum crystallinum* acoperit de vezicule – plantă supusă tratamentului salin cu NaCl (după Lüttge, Fischer și Steudle, 1978).

Stresul salin aplicat plantulelor, frunzelor tinere (primare), sau protofile, tulpinilor și frunzelor secundare (târzii sau metafile) conduce la epulzarea celulelor epidermice veziculare.

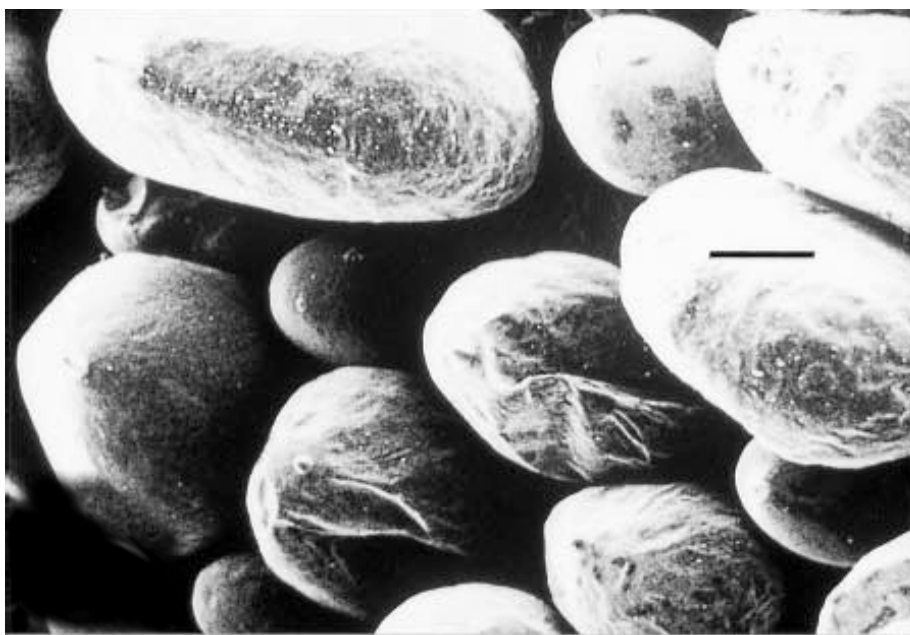


Fig. 241a. Celulă epidermică veziculară de pe suprafața unei frunze de *Mesembryanthemum crystallinum*, supusă stresului salin (după Adam *et al.*, 1998).

De altfel, în țesuturile definitive ale organelor supraterane, au fost descrise trei tipuri de CEV:

- a. primul tip se găsește de-a lungul părților supraterane ale plantei, având formă alungită, datorită suprafeței limitate pentru dezvoltare (fig. 241b);
- b. al doilea tip, localizat în tegumentul semințelor (fig. 241c), este format din celule rotunjite, fiind cele mai voluminoase, depășind 20 μ l din volumul celular total;
- c. al treilea tip, localizat în vârful frunzelor și sepalelor, sugerează în modul cel mai clar ca CEV sunt trichomi modificați (fig. 241d); acest tip de celule este alungit într-o structură care amintește de cea a unui trichom, la care baza ar putea fi lărgită, însă toate tipurile de CEV manifestă acest tip, sub forma unui păr din care provin.

Celulele epidermice veziculare înmagazinează NaCl; organele supraterane supuse stresului salin înmagazinează NaCl în CEV asociate lor.

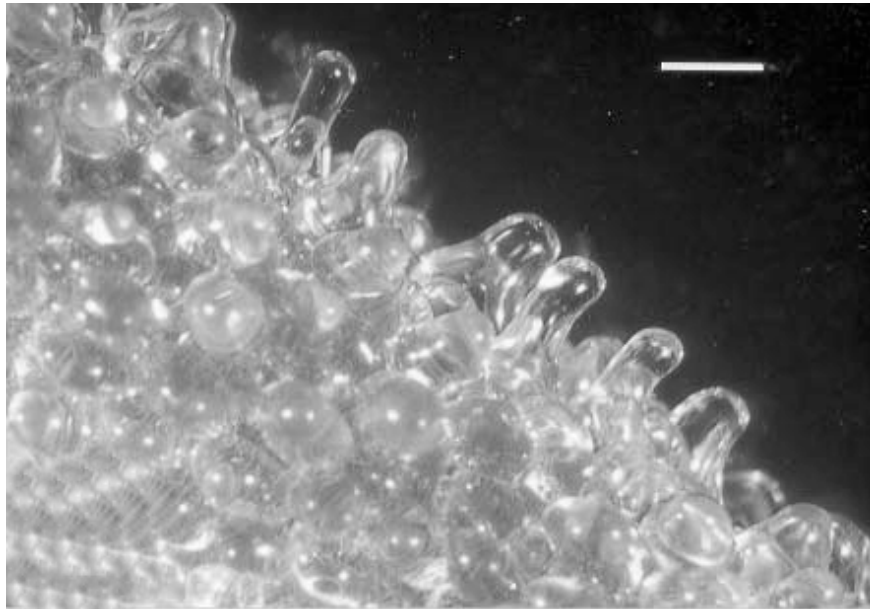


Fig. 241b. Celulă epidermică veziculară de pe suprafața tulpinii la *Mesembryanthemum crystallinum* (după Adam *et al.*, 1998).

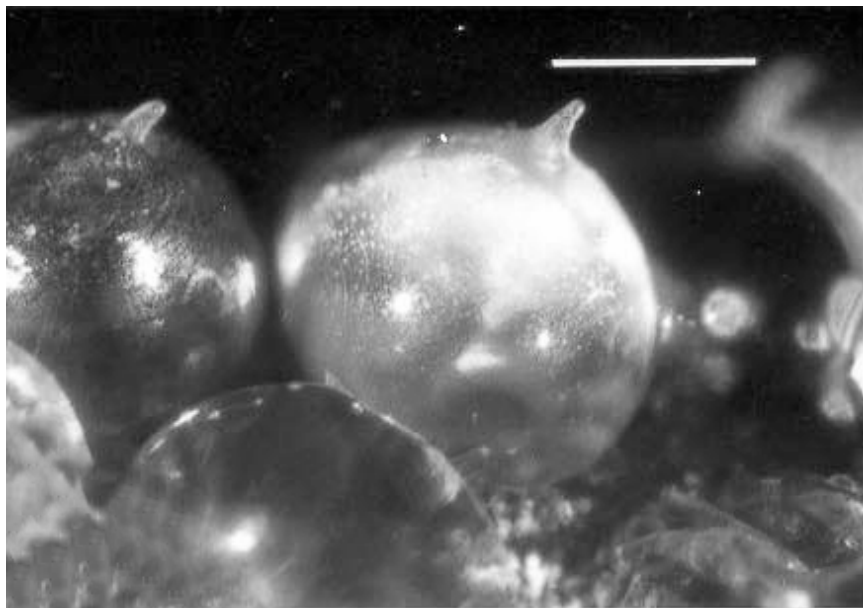


Fig. 241c. Celulă epidermică veziculară de pe tegumentul semințelor de *Mesembryanthemum crystallinum* (după Adam *et al.*, 1998).

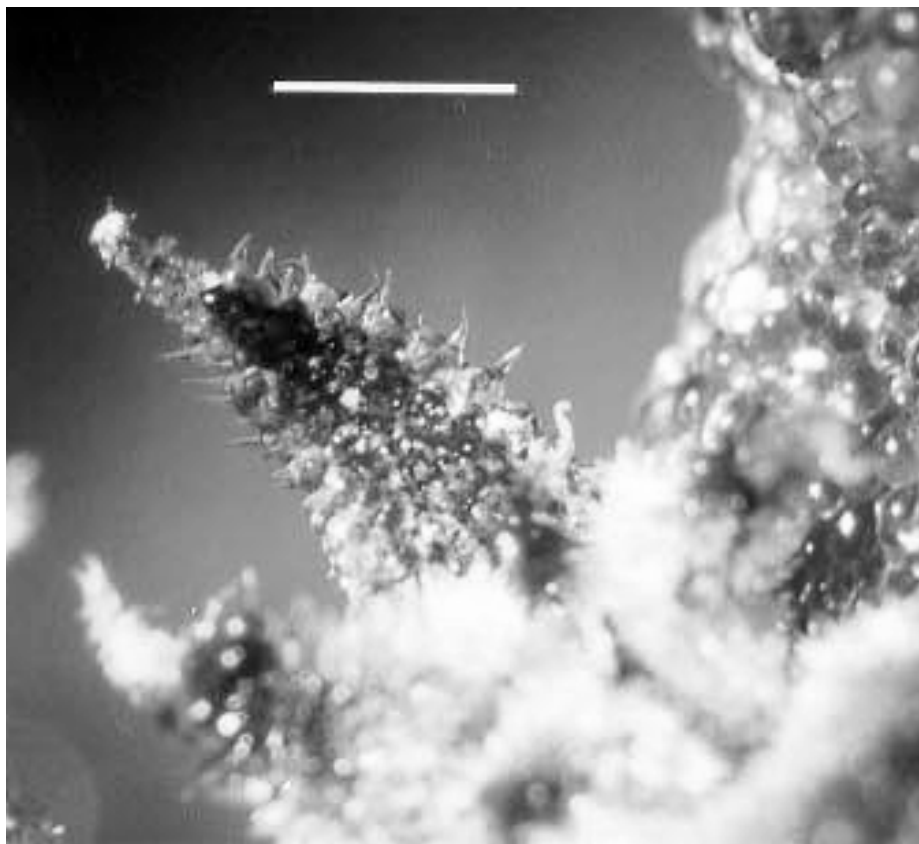


Fig. 241d. Celulă epidermică veziculară de *Mesembryanthemum crystallinum*, sugerând originea ei din trichomi (după Adam *et al.*, 1998).

În studiul sus-citat, mărimea și volumul ridicate ale CEV au permis cu ușurință să se determine balanța ionilor, datorită extragerii facile a soluției din conținutul veziculelor (fig. 242). S-a constatat că, deși frunzele tinere sunt capabile să-și mărească conținutul de săruri (deci, ionii organici și anorganici corespunzători), după 35 de zile de acțiune a stresului salin a fost evident că toții ionii se acumulează în concentrații mai scăzute decât în frunzele mature, supuse unei perioade egale de stres salin. Această observație ar putea fi corelată și cu alte observații pe care le-am făcut noi anterior (Grigore, 2008a; 2008b), când am afirmat că țesuturile mai tinere ale unei plante sunt mai sensibile la stresul salin decât cele mature.

Revenind la studiul citat, s-a mai constatat că, la maturitate, celulele epidermice veziculare acumulează inițial ioni anorganici, iar depozitarea sării departe de țesuturile fotosintetice ar putea contribui și la formarea semințelor.

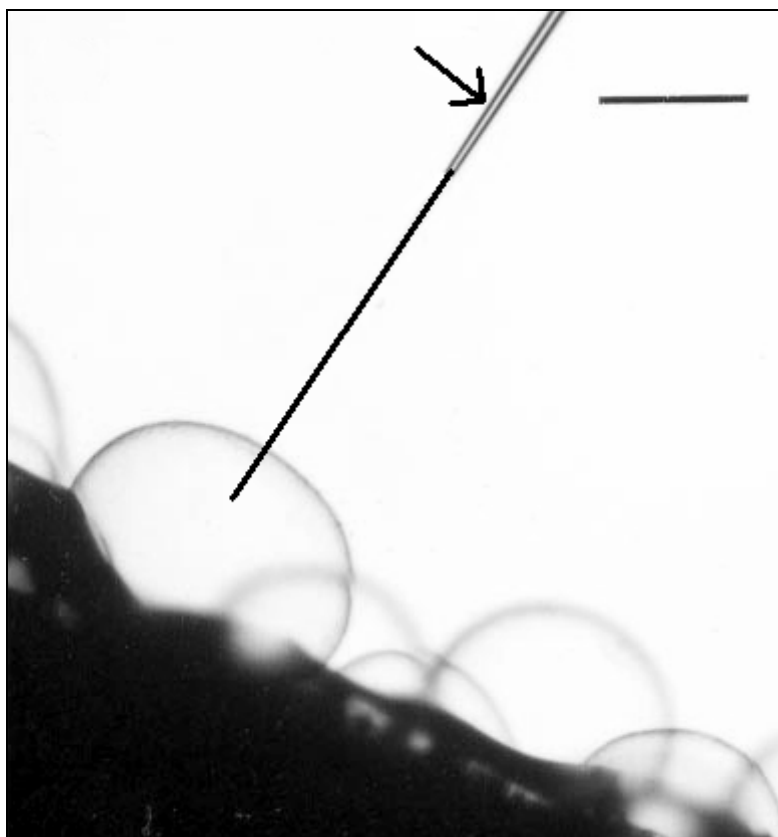


Fig. 242. Celule epidermice veziculare la *Mesembryanthemum crystallinum*: săgeata indică folosirea unei micropipete pentru extragerea soluției saline din interiorul veziculei (după Adam *et al.*, 1998).

Orcutt și Nilsen (2000) apreciau că celulele veziculare de la *Mesembryanthemum* servesc doar ca rezervoare pentru depozitarea sării.

Walter și colab. (1989) au demonstrat că, de fapt, concentrațiile apei din celulele veziculare, din celulele mezofilului și din vasele de lemn sunt aproape identice. Mai mult, apa din celulele veziculare și din vasele de lemn este mobilă (liberă), în vreme ce cea din mezofil este legată.

Pandey și Chadha (1996) au precizat, de asemenea, că celulele veziculare sunt celule epidermice mult extinse în volum, servind ca elemente acvifere; de aceeași părere este și von Willert și colab. (1992). După cum am mai afirmat, în urma spargerii acestor vezicule apa se evaporă, iar sarea cristalizează sub forma stropilor de gheață, care a și sugerat denumirea specifică a acestei plante (Schoenherr, 1995; Larkcom și Phillips, 2001; Munz, Lake și Faber, 2004; Watson, 2007).

Trebuie subliniat cu insistență că *Mesembryanthemum crystallinum* este o halofită intens studiată, în raport cu modalitățile de răspuns la stresul salin, devenind practic un *model* folosit pentru identificarea căilor de răspuns la stresul ambiental.

Astfel, au fost descrise trei tipuri majore de răspuns ale acestei specii expuse stresului salin (Tsiantis, Bartholomew și Smitt, 1996):

1. Trecerea de la tipul fotosintetic C_3 la CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*) (Ostrem *et al.*, 1987; Winter și Gademann, 1991), care este o cale fotosintetică mai eficientă în folosirea apei. Această tranziție implică reglarea unor gene care nu codează enzime ale asimilării carbonului în calea CAM, cum ar fi fosfoenolpiruvat-carboxilaza, responsabilă de fixarea nocturnă a CO_2 . Această specie a fost considerată o halofită facultativă (Cushman, Michalowski și Bohnert, 1990), care răspunde stresului hidric (sub forma uscăciunii sau salinității ridicate) prin această trecere de la o cale fotosintetică (C_3), la alta (CAM), o adaptare fiziologică care favorizează conservarea mai eficientă a apei. Se cunoaște că plantele CAM asimilează CO_2 extern cu pierderi minime de apă, prin deschiderea stomatelor numai noaptea, când pierderea apei prin evaporare este minimă.

2. Alt mecanism se referă la mărirea sintezei așa numitelor substanțe *osmolytes* (osmoprotectori, substanțe compatibile osmotice), cum ar fi prolina, ononitolul sau pinitolul (Adams *et al.*, 1992), răspuns controlat, de semeni, genetic.

3. Alt răspuns major la *Mesembryanthemum*, ca și la alte halofite (Niu *et al.*, 1995), se referă la „sechestrarea” vacuolară a sării. Concentrații ridicate de NaCl se acumulează în țesuturi cu câteva zile înainte ca activitatea CAM să fie detectată, aceste concentrații putând depăși $1,0 \text{ kmol m}^{-3}$ în celulele epidermice veziculare de la suprafața organelor aeriene. Despre acest mecanism se cunosc mai puține informații decât despre celelalte două mecanisme descrise mai sus. Acumularea sodiului în vacuole se pare că este mediată de un *antiporter* (proteină membranară) Na^+/H^+ la nivelul tonoplastului.

Thomas și Bohnert (1993) sunt de părere că, la specia pusă în discuție, celulele epidermice veziculare constituie un mecanism protector pe termen lung, deoarece ele înmagazinează mari cantități de NaCl, echilibrând osmotice cantitatea de polioli.

Studiul lui Barkla și colab. (2002) a subliniat faptul că proteina membranară Na^+/H^+ de la nivelul tonoplastului este implicată în reținerea Na^+ în vacuole, mecanism-cheie implicat în toleranța la salinitate a plantelor. La *Mesembryanthemum crystallinum*, cea mai intensă activitate a schimbului Na^+/H^+ a fost detectată la nivelul celulelor epidermice veziculare, în concordanță cu mari acumulări de Na^+ în țesuturi la plantele tratate cu NaCl.

La plantele supuse stresului salin s-a observat că acestea absorb cantități ridicate de ioni anorganici din mediu (Bloom, 1979 b). Un studiu vizând fluctuațiile zilnice de ioni din celulele de la *Mesembryanthemum crystallinum* (Bloom, 1979a) a demonstrat că celulele epidermice veziculare nu prezintă variații specifice ale acidului malic, nici ale ionilor anorganici, deși KCl și NaCl se pot deplasa rapid în interiorul și exteriorul celulelor veziculare, printr-un proces pasiv. Cu toate acestea, concentrațiile din interiorul acestor celule erau foarte mari, cea de Cl^- fiind de circa 1 M, aproximativ egală cu suma concentrațiilor de K^+ și Na^+ .

Rygel, Zimmermann și Balling (1989) au arătat că deplasarea apei în timpul acumulării și degradării malatului, la plantele de *Mesembryanthemum* supuse tratamentului salin are loc cu precădere între celulele mezofilului și cele veziculare de pe epiderma superioară.

Tratamentele cu lumină albă de intensitate ridicată, aplicate plantelor de *Mesembryanthemum*, au determinat acumularea rapidă a betacianinelor și flavonoidelor, în special în interiorul acestor celule epidermice veziculare, ceea ce a determinat pe unii autori (Vogt *et al.*, 1999) să propună aceste celule ca model pentru studierea reglării biosintezei compușilor enumerați mai sus.

Agarie și colab. (2007) au realizat un studiu referitor la implicațiile celulelor epidermice veziculare în toleranța la săruri, acumularea acestora și homeostazia ionică, în cazul speciei *Mesembryanthemum crystallinum* supusă stresului salin. Autorii au lucrat cu două tipuri de plante: indivizi sălbateci, normali, care prezentau CEV, și indivizi mutanți, la care aceste CEV au fost îndepărtate prin procedee speciale; ambele tipuri au fost supuse apoi unor analize specifice.

S-a constatat că suprafața organelor vegetative aeriene de la specia sălbatică este acoperită de celule epidermice uriașe (de aproximativ 500 μm diametru); aceste celule sunt caracterizate de o vacuolă mare centrală, umplută cu lichid. De mai multă vreme s-a sugerat că aceste celule intervin în reglarea sechestrării sării și în relațiile hidrice, servind ca un rezervor pentru depozitarea apei și a compușilor anorganici și organici, cum ar fi: sodiul, clorul, flavonoidele, betacianinele. Aceste CEV ar putea să intervină și în relațiile hidrice ale celulelor mezofilului, în relație cu oscilațiile osmotice ale nivelului de malat din celelele mezofilului, pe timpul activității CAM.

Pe durata stresului salin, *M. crystallinum* acumulează sodiu într-un gradient continuu de la rădăcină spre tulpină, cu un maxim al concentrației în CEV. În plus, aceste celule depozitează apă, în vederea ameliorării condițiilor de variații intermitente ale disponibilității hidrice. O altă trăsătură importantă a acestor celule este că depozitează osmoliți de tipul alcoolilor zaharați; în condiții de stres salin, pinitolul se acumulează în celulele plantei, depășind concentrații de 700 mM în frunzele de *M. crystallinum* (Paul și Cockburn, 1989; Bohnert *et al.*, 1995).

Rezultatele studiului lui Ariaga și colab. (2007). au scos în evidență următoarele aspecte: succulența frunzei (calculată ca raport: greutate proaspătă/suprafață foliară) a fost mai ridicată la tipul sălbatic (cu CEV) decât la

cel mutant (lipsit de CEV), mai ales după două săptămâni de tratament salin cu 400 mM NaCl.

Legat de contribuția CEV la toleranța la săruri, s-au mai constatat următoarele: în condiții de stres sever (400 mM sau 800 mM NaCl), indivizii sălbateci au absorbit o cantitate mai mare de Na și Cl, comparativ cu varianta mutantă; la formele mutante cultivate în soluție de 400 mM NaCl, timp de două săptămâni, conținutul de K^+ , NO_3^- , PO_4^{3-} , a fost mult mai scăzut decât la varianta sălbatică. Plantele mutante au acumulat Na și Cl în interiorul frunzelor, în concentrații corespunzătoare celor împărțite între CEV și țesuturile foliare subiacente, la plantele sălbateci. O observație importantă a fost aceea că țesuturile fotosintetic active de la plantele sălbateci au înregistrat o concentrație ionică mai scăzută decât frunzele plantelor mutante (lipsite de CEV), mai ales în condițiile unui stres salin sever.

Concluziile studiului sus-citat au susținut rolurile jucate de celulele epidermice veziculare în toleranța la săruri a speciei *M. crystallinum*:

- CEV reprezintă un rezervor extern pentru depozitarea apei, necesară celulelor mezofilului, metabolic active.
- Prezența acestor celule conferă o succulență mai ridicată plantei, ceea ce ar putea ameliora efectele stresului ionic și osmotic, reprezentând totodată rezervă de apă pentru a îmbunătăți capacitatea reproductivă a plantei, în condiții de stres.
- Un alt rol important jucat de aceste celule este legat de intervenția lor în reglarea osmotică și sechestrarea sării; celulele acumulează osmoliți, incluzând ioni de Na, Cl și poliolii (cum ar fi D-ononitol și D-pinitol), precum și aminoacizi (prolină).
- CEV intervin în homeostazia ionică a celulelor mezofilului.
- Analiza comparativă a celor două tipuri de plante (cu și fără celule epidermice veziculare) a stabilit în mod clar faptul că la plantele cu CEV, acestea contribuie la acumularea sării și la toleranța la salinitate.

Aceste exemple enumerate până acum, referitoare la diferite aspecte ale biologiei speciei *Mesembryanthemum crystallinum* au rolul de a sublinia importanța uriașă a acestor celule epidermice veziculare în desfășurarea unor procese fiziologice vitale în evoluția și viața plantei.

Acesta este un argument în plus pentru a nu privi aceste celule numai ca pe o structură de tip special, ci ca una, care deși simplă ca și configurație, reprezintă suportul ideal pentru desfășurarea unor fenomene mult mai complexe și complicate decât putem noi surprinde în rândurile de față.

3.9. STRUCTURI SECRETOARE DE SĂRURI LA SPECII DIN FAMILIA CONVULVULACEAE

Mult mai puțin cunoscute și studiate decât cele tratate până acum sunt formațiunile secretoare de săruri întâlnite și la *Cressa cretica* (familia *Convolvulaceae*) (fig. 243), o specie ce ocupă habitate saline (Godman și Salvin, 1881–1882; Nyman și Roth, 1886; Lara, 1889), maritime (Sibthorp, Edward, 1806; Welwitsch, 1898) și alcaline (Linn, 1909).

Chermezon (1910) caracteriza această specie ca fiind una ce ocupă habitate saline diverse și chiar regiuni deșertice. El îl citează pe Volkens (1887), care a semnalat secreția sărurilor higroscopice realizate de peri glandulari.

Prezența unor structuri secretoare de săruri la *Convolvulaceae* a fost semnalată încă de Paulsen (1912), care afirma că specia *Cressa cretica* este una din puținile din familia *Convolvulaceae* care are frunzele cenușii acoperite de săruri.

Interesant este că Warming (1909) tratează perii glandulari de la *Cressa* în cadrul organelor supraterane care absorb apă; asta și datorită faptului că aceste structuri sunt apropiate de glandele salifere propriu-zise. Acestea ar excreta soluții de săruri higroscopice, care se solidifică în timpul zilei, conferind plantei o culoare albicioasă sau cenușie; noaptea, sărurile se dizolvă, datorită creșterii umidității atmosferice, și astfel părțile aeriene devin verzi, acoperite cu picături de soluție.

Unii autori nu fac nici un fel de distincție, referindu-se la glande salifere (Wickens, 2004) care ajută plantele aparținând acestei specii să-și micșoreze conținutul de săruri din corpul lor (Chaudhri, Hussain și Shah, 1966).

Cu toate acestea, informațiile privind structura glandei de la *Cressa cretica* sunt foarte puține. Batanouny (2001) a pus în evidență această structură, dar cu o anumită inconsecvență terminologică, care persistă uneori, după cum am mai afirmat, atunci când se vorbește despre o formațiune secretoare; astfel, într-un loc se vorbește de „glande salifere multicelulare” la *Cressa*, iar în alt loc, despre „trichomi glandulari” la aceeași specie (fig. 244).

Oricum, părerea noastră este că această structură trebuie privită ca pe o glandă tipică, formată dintr-o celulă bazală, una-pedicel și un complex pluricelular propriu-zis. Probabil că ar putea fi inclusă în primul tip structural, despre care am vorbit la începutul lucrării, alături de glandele de la *Tamarix*, *Frankenia*, *Limonium* și speciile de mangrove.

Sen și Kasera (2001) au precizat că frunzele și tulpina acestei specii rămân acoperite cu peri, dând plantei un aspect cenușiu; eficacitatea lor în reducerea pierderii de apă este totuși scăzută, dar sunt capabili să protejeze suprafața frunzei împotriva prafului.

Este interesant că, în Israel și Sinai, sarea excretată de glandele frunzelor și tulpinilor de *Cressa cretica* și alte specii este extrasă prin înmuierea tulpinilor foliate în apă care, prin evaporare, eliberează sarea.

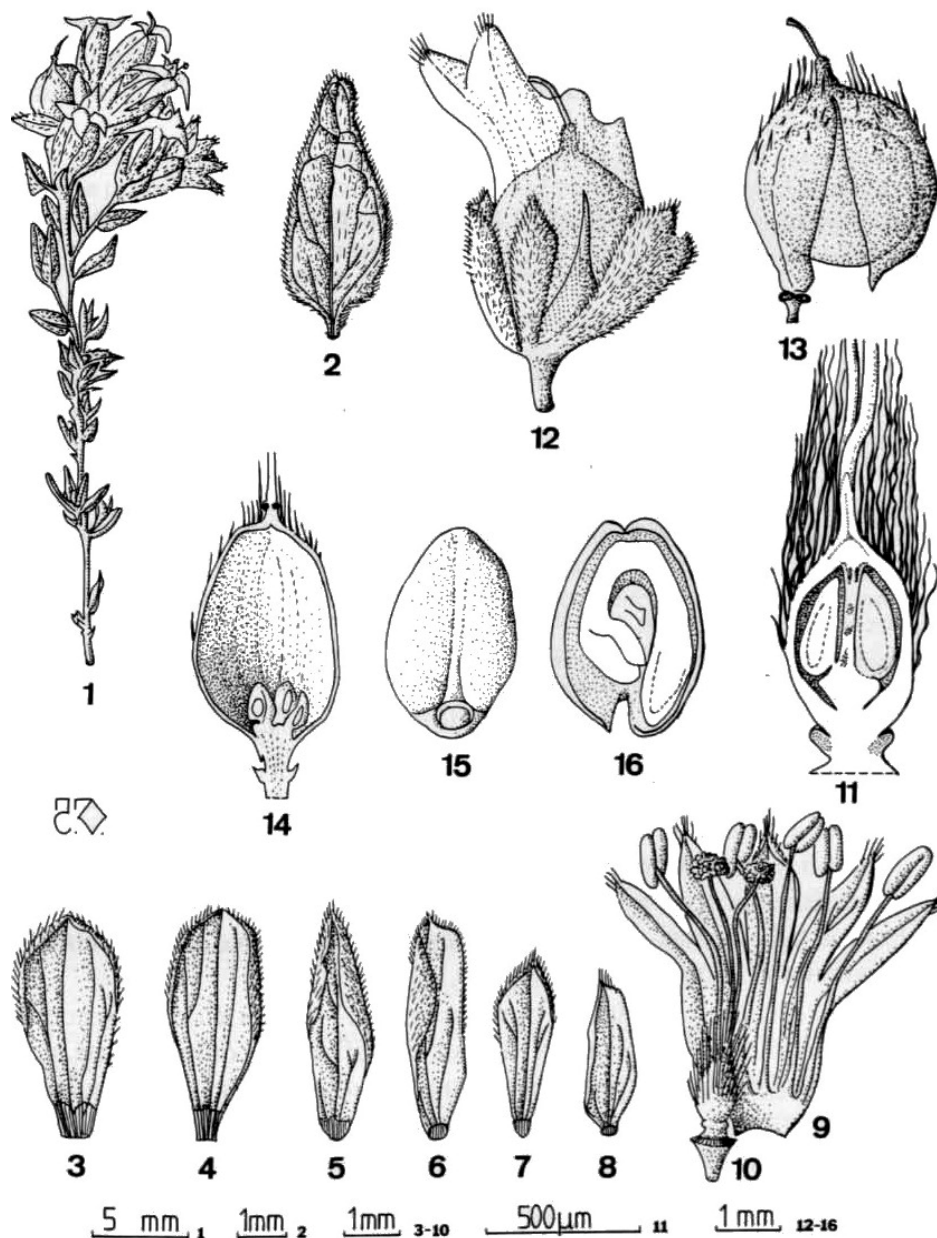


Fig. 243. *Cressa cretica*: 1 – extremitatea unei ramificații florifere; 2 – frunză; 3 – bractee sepaloidă; 4–8 – sepale; 9 – corolă etalată și androceu; 10 – pistil; 11 – ovar, în secțiune longitudinală; 12 – fruct îmbrăcat parțial de caliciu; 13 – capsulă dehiscentă; 14 – capsulă în secțiune longitudinală, arătând cele trei ovule avortate; 15–16 – sămânță: văzută ventral și în secțiune sagitală (după Morat, 2001).

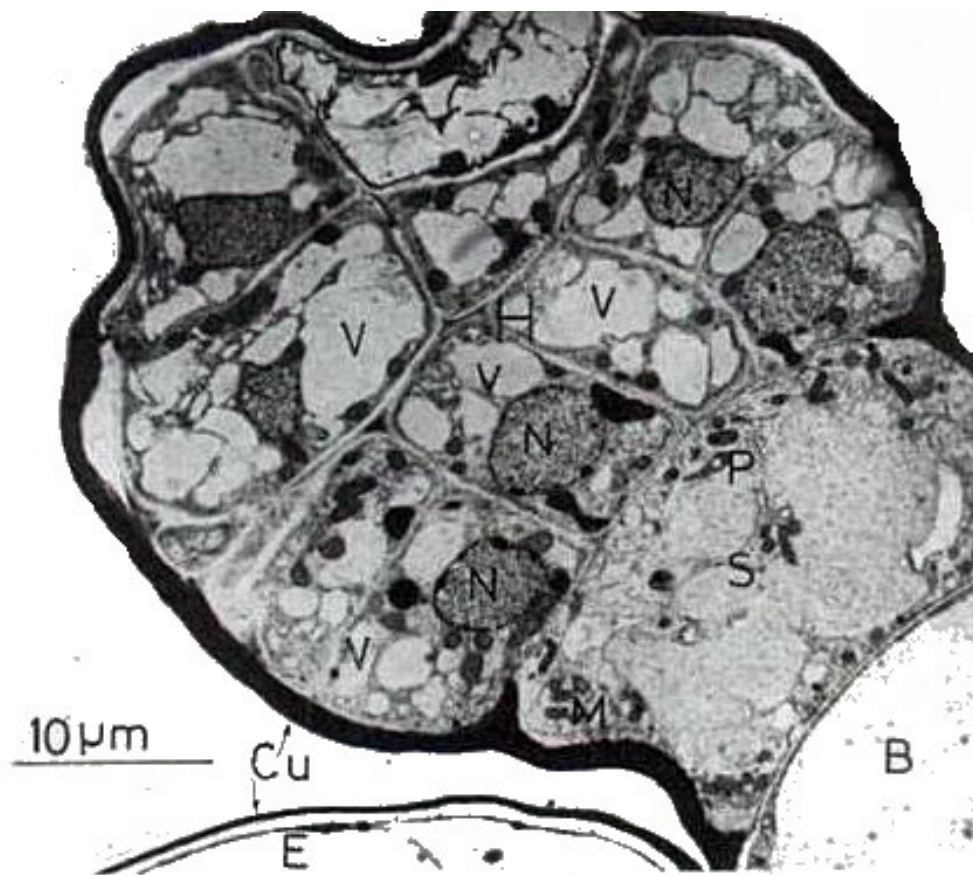


Fig. 244. Păr glandular de *Cressa cretica*: B – celulă bazală; Cu – cuticulă; E – celulă epidermică; H – celulă apicală; M – mitocondrie; N – nucleu; P – plastide; S – celulă „pedicel”; V – vacuolă) (după Batanouny, 2001).

O altă specie din familia *Convolvulaceae* care posedă glande saline, este *Ipomoea pes-caprae* (fig. 245), care populează plajele maritime (Hanum și van der Maesen, 1997; Gargiullo, Magnuson și Kimball, 2008), fiind o specie salt-tolerantă, rezistentă și la uscăciune (Tomascik, 1997; Burrell, Marinelli, Harper-Lore, 2006), semințele sale fiind rezistente la apa sărată (McMuellen, 1999).

Informațiile referitoare la structura glandelor saline sunt foarte puține. Warming (1897) a descris anatomia acestei specii, oferind o schemă a acestor glande (fig. 246), numite „peri glandulari sau hidatode”.



Fig. 245. *Ipomoea pes-caprae* (după Hanum și Maesen, 1997).

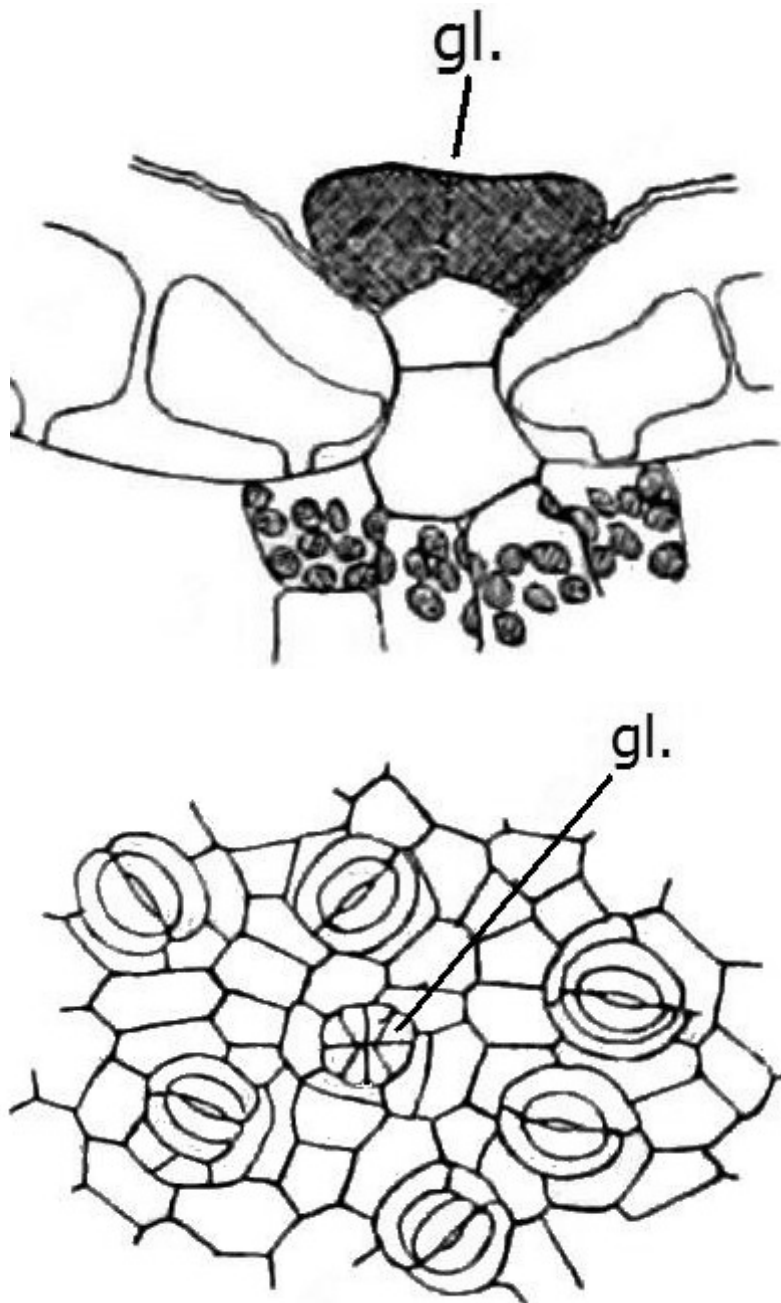


Fig. 246. Glande salifere (gl.), de *Ipomoea pes-caprae*: *sus*, secțiune transversală;
jos, secțiune superficială) (după Warming, 1897).

3.10. STRUCTURI SECRETOARE DE SĂRURI LA *LAVATERA ARBOREA* (FAMILIA *MALVACEAE*)

Poate că printre cele mai puțin studiate structuri secretoare de săruri de la halofite se numără cele de la *Lavatera arborea* (fig. 247). Această specie ocupă habitate litorale maritime (Desfontaines, 1798–1799?), stânci maritime (Mackay, 1836; Smith, 1836; Moris, 1837; Bentham, 1865; Trow, 1911).

De fapt, putem afirma, pe baza literaturii consultate, că această specie este cea mai „discretă” în studiile de toleranță la salinitate. Mai mult decât atât, chiar și apartenența ei la grupul halofitelor poate fi pusă în discuție, deși este inclusă totuși în lista lui Aronson (1987). Cu toate acestea, este fără îndoială că planta, prin habitatul ei, este expusă, într-un fel sau altul, unei salinități marine, fie la nivelul părților subterane, fie supraterane, prin efectul de *salt spray*.

Mecanismul toleranței la salinitate a acestei specii a fost și rămâne încă obscur; studiile au plecat de la constatarea că, în anumite experimente, frunzele erau acoperite cu cristale de săruri atunci când plantele erau cultivate în soluții saline. Această observație a deschis, practic, întrebarea dacă nu cumva la baza acestei secreții hialine stau tocmai glande salifere, despre care se știe foarte bine că intervin în reglarea concentrației de săruri.

Studiul lui Bamidele și Malloch (2006) a scos în evidență că această specie are peri glandulari și non-glandulari la nivelul epidermei foliare, dar și glande salifere pluricelulare. Glanda este formată dintr-o celulă bazală mare, două celule intermediare (mijlocii) și cinci celule apicale (terminale) (fig. 248a,b); acestea din urmă sunt acoperite de o cuticulă cupuliformă, care circumscrie un spațiu subcuticular (fig. 248b). Celula bazală prezintă o vacuolă mare, centrală, înconjurată de o citoplasmă densă în care se observă un reticul endoplasmic fin și câteva vezicule. Celula bazală este conectată cu celulele intermediare prin plasmodesme.

Celula bazală este asemănătoare cu cea descrisă la glandele altor specii de halofite, cum ar fi *Avicennia* și *Statice*, și pare să fie analogă cu celulele colectoare de la aceste glande. Acest fapt este sugerat de prezența vacuolelor și de plasmodesmele care le conectează cu celulele secretoare de deasupra lor. Plasmodesmele pot facilita transportul rapid al compușilor bogați în energie de la celula bazală la celulele secretoare, cărora le lipsesc cloroplastele bine dezvoltate. Veziculele exocitice și reticulul endoplasmic din celula bazală ar putea fi implicate în transportul ionilor (fig. 249a).

Organizarea structurală a celor două celule intermediare diferă de cea a celei bazale; cele dintâi sunt lipsite de vacuolă centrală și au citoplasmă densă. O trăsătură importantă a citoplasmei acestor celule intermediare este prezența unui sistem intern de membrane duble, mărginite de numeroase mitocondrii (fig. 249b).



Fig. 247. *Lavatera arborea* (după Boswell Syme, 1964).

Acest labirint membranar reprezintă, de fapt, invaginații ale plasmalemei la ambele fețe ale peretelui comun dintre două celule (fig. 249c). Există conexiuni simplastice între cele două celule, prin intermediul plasmodesmelor. Autorii studiului citat se referă la aceste celule intermediare ca la celule secretoare propriu-zise. Acestea prezintă o citoplasmă densă, vacuole mici, invaginații ale plasmalemei și mitocondrii numeroase. Se pare că structura celulelor secretoare de la *Lavatera* este foarte asemănătoare cu cea a celulelor bazale de la *Spartina*, *Cynodon* și *Dactylis*. Invaginațiile intense ale plasmalemei celulelor secretoare este considerată o particularitate a celulelor glandulare active și joacă un rol important în procesele transportoare. Această mărire a plasmalemei înseamnă, de fapt, o mărire a raportului suprafață/volum, ceea ce permite celulelor să manifeste o mai mare eficiență în absorbția sărurilor în exces de la nivelul frunzelor. Configurația acestor invaginații în glandele de *Lavatera* și mecanismul de transport rămân neclare. Se presupune că ionii sunt „încărcați” în lumenul acestor invaginații ale celulelor secretoare inferioare, fiind „descărcați” în celula secretoare superioară. Numeroasele mitocondrii asociate invaginațiilor plasmalemei sunt implicate în asigurarea energiei pentru pompele ionice, în celulele secretoare.

Au fost observate, de asemenea, și depozite de material electronodens în spațiul extracitoplasmic, de ambele părți ale peretelui celular care separă celulele secretoare, sau printre porțiunile dilatate ale invaginațiilor plasmalemei. La acest nivel există puține plastide, localizate mai ales în apropierea mitocondriilor. O altă trăsătură importantă a glandei este pătrunderea cuticulei în ambele părți ale peretelui comun dintre cele două celule secretoare (fig. 249d).

Funcția principală a celulelor terminale pare să fie cea de depozitare a ionilor, fapt sugerat prin prezența numărului ridicat de vacuole (fig. 248b). Ionii sunt depozitați inițial în spațiul sub-cuticular înainte de a fi excretați din glandă.

Studiul lui Bamidele (2007), referitor la localizarea citochimică a sodiului și H⁺-ATP-azei în celulele glandei de *Lavatera arborea* susține ipoteza că aceste structuri secretoare sunt implicate în reglarea ionică la această specie halofilă. S-a demonstrat că excreția glandei este foarte selectivă pentru ionii de sodiu și clor, deși pot fi excretate și mici cantități de ioni de magneziu și calciu.

Fără a mai intra în alte detalii referitoare la acest studiu, trebuie spus că pe baza rezultatelor sale, a fost trasă concluzia că *Lavatera arborea* este o halofită moderată, care-și reglează conținutul ionic prin intermediul glandelor salifere prezente pe suprafața frunzelor.

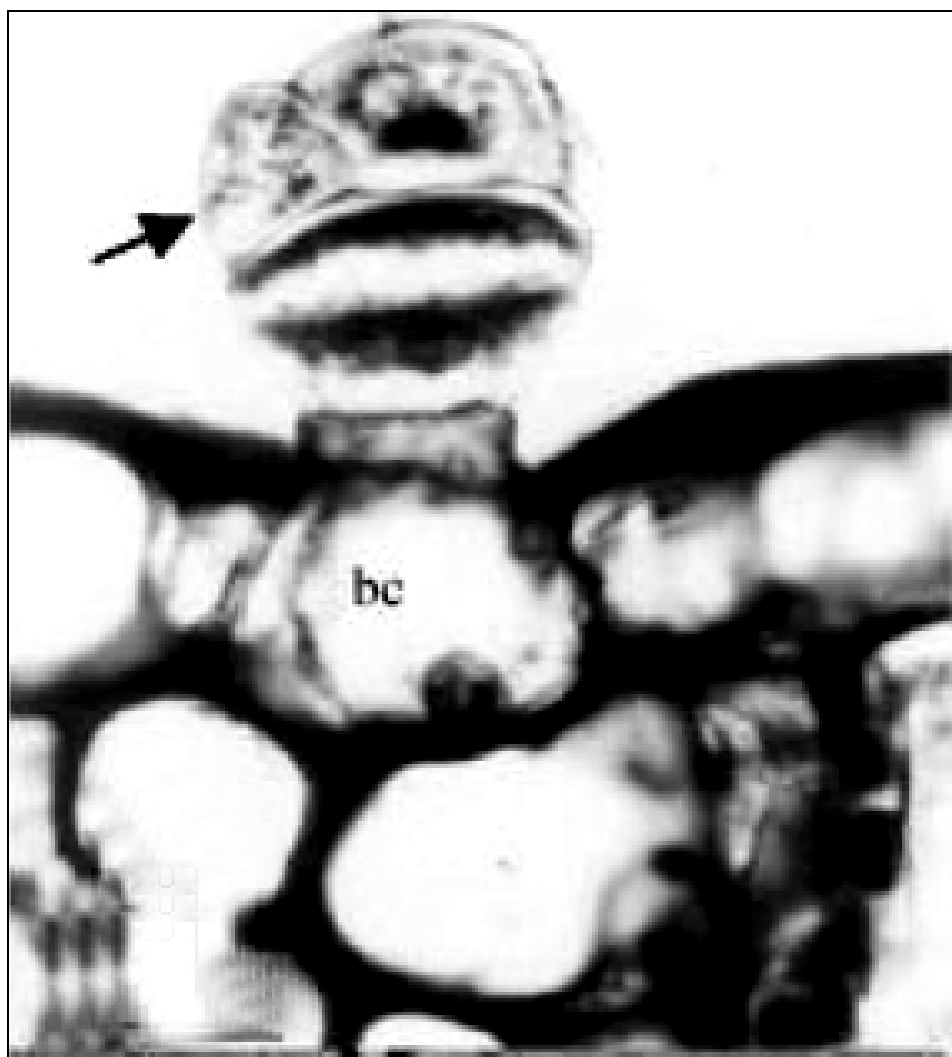


Fig. 248a. Glandă saliferă de *Lavatera arborea*: bc – celule bazale
(după Bamidele și Malloch, 2006).

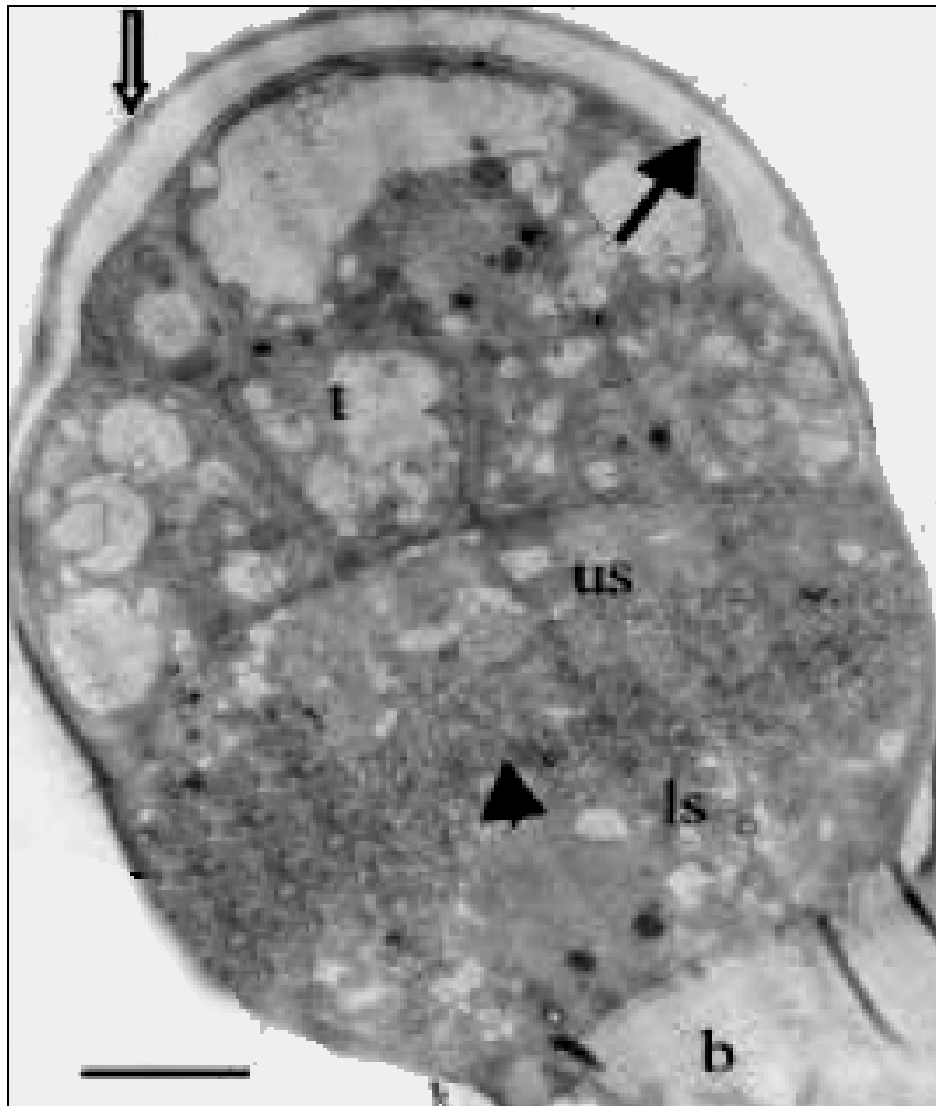


Fig. 248b. Glandă saliferă de *Lavatera arborea*: b – celulă bazală; ls – celulă secretoare inferioară; us – celulă secretoare superioară; t – celulă apicală; săgeata neagră indică spațiul subcuticular, iar cea albă, cuticula (după Bamidele și Malloch, 2006).

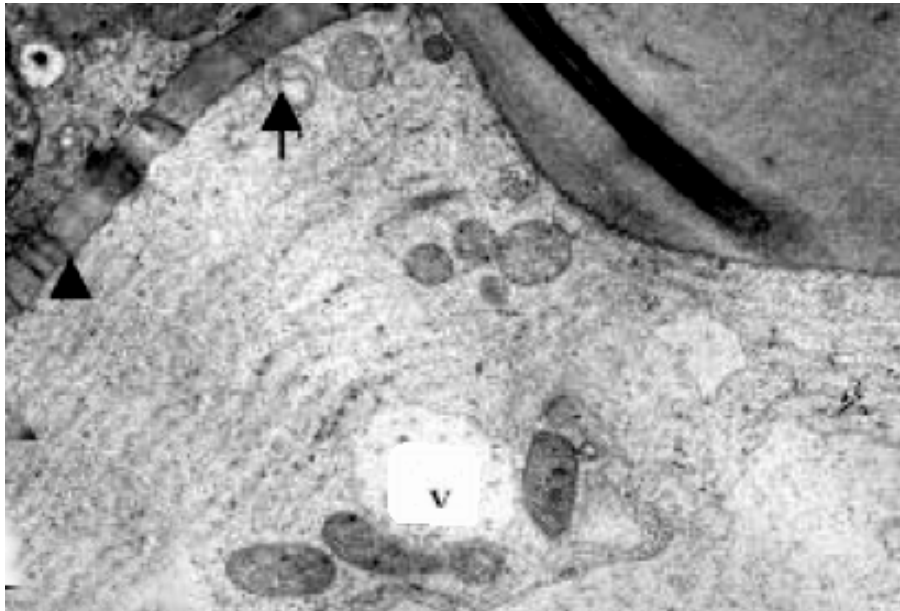


Fig. 249a. Glandă saliferă de *Lavatera arborea*: v – vacuolă; săgeata neagră indică veziculele exocitice, iar triunghiul negru, plasmodesmele (după Bamidele și Malloch, 2006).

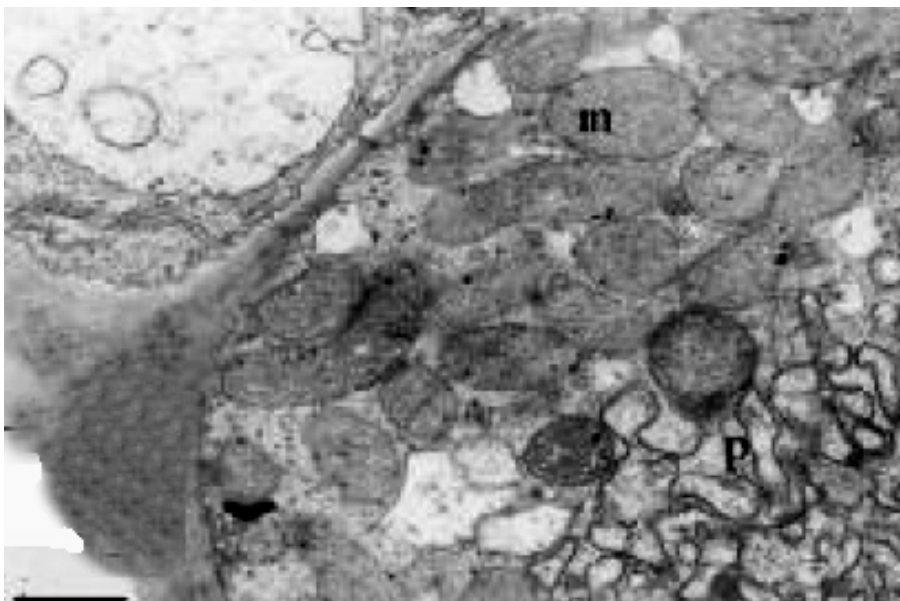


Fig. 249b. Glandă saliferă, de *Lavatera arborea* – celulă secretoare superioară: m – mitocondrie; p – invaginații ale plasmalemei (după Bamidele și Malloch, 2006).

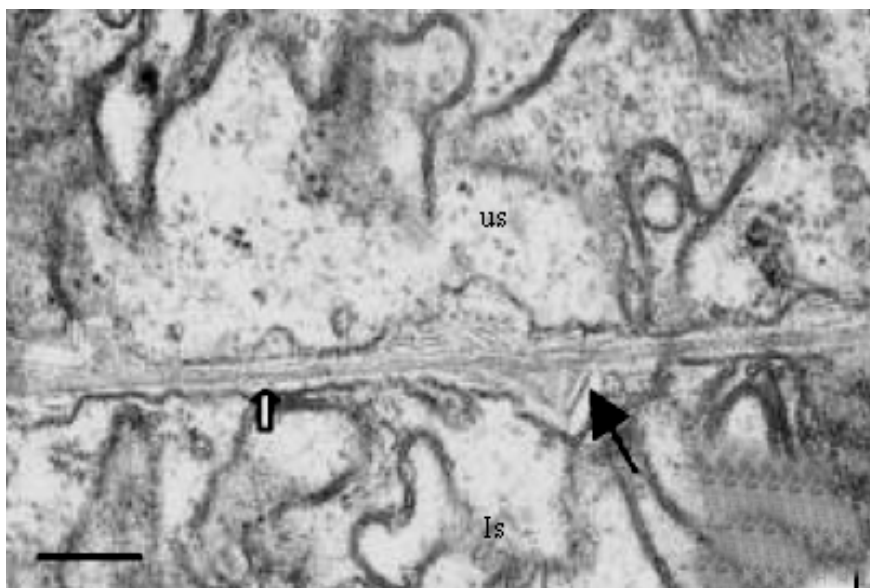


Fig. 249c. Glandă saliferă de *Lavatera arborea*: ls – celulă secretoare inferioară; us – celulă secretoare superioară; săgeata neagră indică depozitele de material electronodens (după Bamidele și Malloch, 2006).

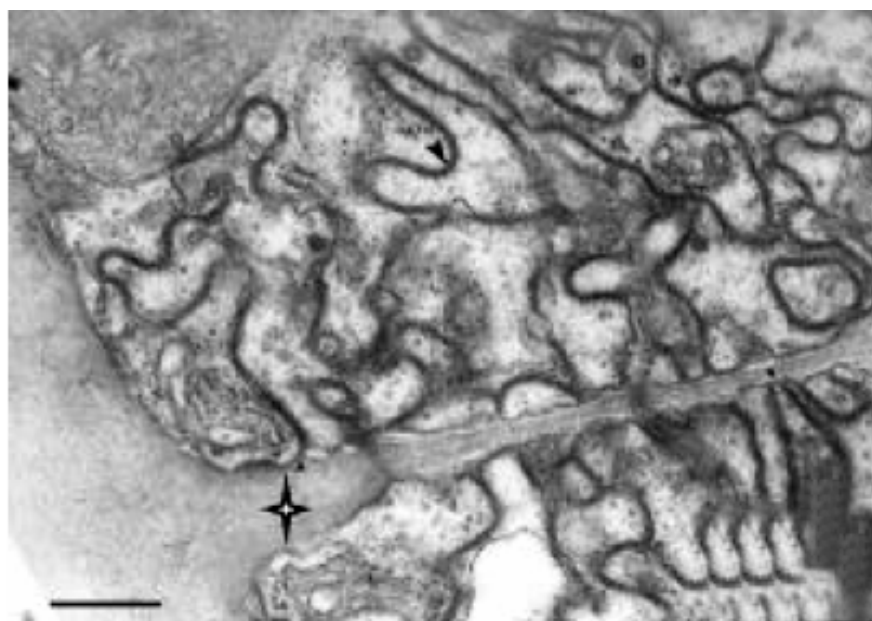


Fig. 249d. Glandă saliferă de *Lavatera arborea* – celulă secretoare: steluța indică pătrunderea stratului cuticular în peretele comun dintre cele două celule secretoare (după Bamidele și Malloch, 2006).

4

ORIGINEA ȘI EVOLUȚIA STRUCTURILOR SECRETOARE DE SĂRURI

Este aparent simplu să discutăm despre orice adaptare a halofitelor, strict din punct de vedere histo-anatomic; spuneam că, din punct de vedere didactic, putem discuta schematic, punctual și „tradițional” despre adaptările oricărui grup ecologic de plante, mai curând într-un mod convențional decât într-unul care să corespundă cel mai adecvat realității obiective.

Firește, nu trebuie să admitem lucrurile ca fiind atât de simple sau simpliste; dacă este să forțăm mult lucrurile, putem să afirmăm chiar că nu putem ști *sigur* dacă aceste structuri histo-anatomice sunt realmente adaptări sau strategii, în accepțiunea pe care am oferit-o la începutul lucrării.

Premiza de la care pornim în proiectarea acestui capitol este următoarea: orice structură anatomică are o funcție, un *sens*, unele structuri fiind însă mai dificil de descifrat decât altele. Mai multe funcții pot fi circumscrise unei strategii evolutive, deci atât structura, cât și funcția sunt produse ale evoluției, ale istoriei plantei, privită la nivel de grup, familie, gen sau specie.

Trebuie spus de la bun început că este foarte dificil să răspundem la întrebarea: **când și cum** au apărut, în filogeneză, structurile secretoare de săruri la halofite? La întrebarea: **de ce**, s-ar părea că putem avea la îndemână un prim răspuns: aceste structuri au apărut pentru că planta, *într-un anumit moment critic al evoluției*, avea nevoie de ele, spre a supraviețui într-un mediu hipersalin, ca să nu fi eliminate de alte specii concurente, sau pentru a elimina halofitele, la rândul lor pe altele. Este posibil ca ele să fi apărut, în egală măsură, pentru a asigura stabilitatea speciei într-o nișă ecologică ce tindea să devină salină cu timpul.

După cum se știe, halofitele ocupă habitate variate, de la cele marine, la mlaștini sărate (inclusiv tropicale, respectiv mangrovele), până la deșerturi aride și sărate (Flowers, Hajibagheri și Clipson, 1986). În cele mai multe din acestea, originea sării poate să fie legată de salinitatea unui ocean, existent sau dispărut. După cum se știe, oceanele ocupă actualmente 71% din suprafața Pământului, conținând 97% din volumul total de apă, care este, după cum se știe, apă sărată. Concentrația acestei ape sărate este de aproximativ 35 grame/litru, concentrație măsurată de obicei ținând cont de cantitatea de cloruri dizolvate în ea. Firește, există variații largi ale acestei concentrații însă, teoretic, cea a clorurilor este relativ constantă, indiferent de concentrațiile celorlalte săruri dizolvate; în habitatele saline, ionii predominanți în soluția solului sunt cei de clor și de sodiu, respectiv cei care domină și în concentrația apei oceanelor.

În mod surprinzător, apa dulce *disponibilă* reprezintă mai puțin de 1% din totalul de pe Terra, apă aparținând lacurilor și râurilor. În acest context, pare greu

de înțeles cum majoritatea plantelor terestre sunt sensibile la conținutul mai ridicat de săruri.

Aceste precizări sunt importante, deoarece se poate pune problema unei origini (adaptări) *primare* sau *secundare* a halofitelor la mediile sărate.

Cu toate acestea, se pare că, cel mai probabil, angiospermele halofitele terestre au dobândit toleranța la săruri în mod *secundar* (fig. 250) (după Rozema, 1996). Halofitele terestre au pierdut adaptările primare ale bacteriilor, algelor și fungilor din mediul marin, cum ar fi necesitatea salinității marine, necesară pentru asigurarea activității enzimaticice și menținerea integrității membranare.

Adaptarea plantelor superioare la mediile terestre saline este privită, în general, ca un exemplu de evoluție secundară. Se presupune că plantele terestre au evoluat din algele marine (Toma, 2002), trecând prin „veriga” celor de apă dulce. Se pare că plantele terestre timpurii au apărut în habitate umede, ne-saline. „Achiziția” ulterioară a unor structuri precum cuticula, stomatele, dar și a unei diversități de structuri epidermice (peri, înrularea frunzei, stomate, localizate mai ales la nivelul epidermei inferioare) la nivelul organelor aeriene ale angiospermelor, gimnospermelor și, parțial al pteridofitelor și briofitelor, a avut o importanță deosebită în viața plantelor. De fapt, colonizarea uscatului a însemnat, printre altele: reducerea dependenței față de apă, legat de reproducere, protecție împotriva deshidratării, dezvoltarea unor celule specializate pentru absorbția apei cu săruri minerale, suport mecanic și sisteme de fixare în substrat (Willis și McElwain, 2002).

Practic, putem spune că principalul pericol pentru plantele nou-adaptate la viața terestră era *deshidratarea*, risc care urmărește toate categoriile ecologice de plante, dar, putem spune, mai ales halofitele. Se știe că halofitele sunt considerate un caz particular de xerofite, deoarece sunt amenințate, ca și xerofitele *propriu-zise*²⁶, de seceta fiziologică, care intervine, printre altele, atunci când conținutul de săruri solubile în soluția solului este ridicat.

Afirmația din paragraful de mai sus este utilă, pentru că ne poate ajuta să explicăm mecanismul necesității apariției unor structuri reglatoare ale conținutului de săruri, cum sunt glandele salifere (în sens larg).

În lucrarea de față am analizat formațiunile secretoare de săruri la specii din familiile: *Plumbaginaceae*, *Tamaricaceae*, *Frankeniaceae*, *Primulaceae*, *Poaceae*, *Chenopodiaceae*, *Aizoaceae*, *Convolvulaceae* și *Malvaceae*.

²⁶ Folosim aici împărțirea „didactică” în grupe ecologice de plante; realitatea pe care o urmărim noi, însă, este cea fundamentată de Schimper (1903) și, mai ales, de Warming (1909), având la bază conceptul de *secetă fiziologică*; conform ultimului autor menționat, există mai multe *clase ecologice* cu caracter xerofitic, cum ar fi: oxilofitele, psihrofitele, **halofitele**, litofitele, psamofitele, chersofitele, eremofitele, psilofitele, formațiunile sclerofile și cele de conifere, împărțite în funcție de caracterul solului/climatului care poate/pot fi uscate fizic sau fiziologic. Deci, în lumina acestor precizări, nu există, propriu-zis, un grup al xerofitelor (!), ci acest concept este, mai degrabă, unul generic.

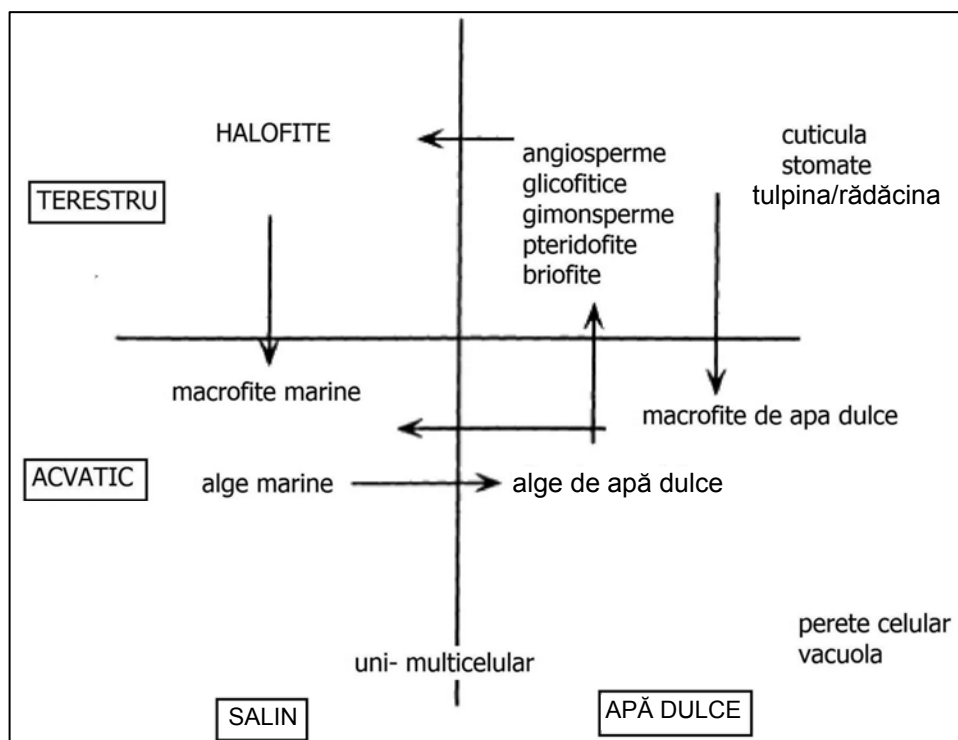


Fig. 250. Liniile evoluției halofitelor angiosperme din alge marine, *via* alge de apă dulce (după Rozema, 1996).

Toate aceste familii, care cuprind specii ce posedă și structuri secretoare, sunt legate strâns de mediile saline. Familia *Plumbaginaceae* are specii care sunt răspândite în special în habitatele uscate și saline, mai ales din regiunile mediteraneene și irano-turanice (Takhtajan, 2009), sau cele din Asia Centrală și regiunea mediteraneeană (Datta, 1988). Florence (2004) afirma că speciile acestei familii sunt bine reprezentate mai ales în regiunile aride și/sau saline, iar Mabberley (2008) corela prezența speciilor din această familie cu habitatele maritime și cele saline, de interior.

Familia *Frankeniaceae* este tot o familie prin excelență halofitică, având o distribuție a speciilor în regiunile călduroase, uscate, maritime, în America, Africa, Eurasia, Australia, regiunea mediteraneeană și vestul Asiei (Takhtajan, 2009). Gaskin și colab. (2004) afirmă că această familie conține aproximativ 70–80 de specii răspândite în regiunile temperate și subtropicale, pe solurile saline sau gipsifere. Kubitzki (2003) caracteriza această familie ca fiind una ce cuprinde specii ierboase, arbuști și subarbuști halofili; o caracteristică importantă a familiei este prezența glandelor saline, a căror secreție se depune la suprafața organelor aeriene sub forma unor cruste de sare.

Familia *Tamaricaceae* conține aproximativ 80 de specii, răspândite în regiunile temperate și subtropicale ale Africii și Eurasiei, în habitate saline sau uscate ale deșerturilor, stepelor, țărmurilor maritime.

Familia *Primulaceae* nu este prin excelență halofilă, dar are cel puțin doi reprezentanți care au glande salifere: *Glaux* și *Samolus*.

Familia *Poaceae* reprezintă o unitate taxonomică foarte mare, eterogenă, ai căror reprezentanți, cum vom vedea, au și alte mecanisme de reglare a conținutului de săruri, în afară de glande.

Familia *Chenopodiaceae* este, după părerea noastră, cea mai reprezentativă și interesantă familie halofitică; evoluția ei pare să fie cel mai clar legată de mediile saline și aride (Clapham, Tutin și Moore, 1990; Eggli, 2002; Clarke și Lee).

Celelalte familii cu specii ce posedă formațiuni secretoare de săruri (*Aizoaceae*, *Convolvulaceae*, *Malvaceae*) nu par să fie foarte strict legate de salinitate, poate doar cu excepția celei dintâi, care are multe specii ce vegetează în deșerturi și în regiunile sărate ale acestora.

Așa cum s-a putut înțelege din rândurile de până acum, structurile secretoare de săruri sunt dispozitive mai mult sau mai puțin specializate în eliminarea excesului de săruri la halofite.

Din punct de vedere evolutiv, se pare că au fost selectate mai multe *linii* (*profiluri*) *histo-anatomice* distincte, dacă ne referim la configurația generală a glandelor:

1. *linia structurilor glandulare pluricelulare*, întâlnite la speciile aparținând familiilor *Plumbaginaceae*, *Tamaricaceae*, *Frankeniaceae*, *Avicenniaceae*, *Primulaceae*, *Convolvulaceae* (*Cressa cretica* și *Ipomoea pes-caprae*) și *Malvaceae* (*Lavatera arborea*); despre caracteristicile structurale și ultrastructurale ale acestor glande am vorbit în partea introductivă a lucrării;
2. *linia structurilor unicelulare* (*Porteresia coarctata*) și *bi-celulare*, de la restul reprezentanților din familia *Poaceae*;
3. *linia perilor veziculari* (acumulatori, saliferi, secretori) de la *Chenopodiaceae*;
4. *linia celulelor epidermice veziculare* de la specii din familia *Aizoaceae* (*Mesembryanthemum*).

O astfel de grupare a structurilor secretoare ne-ar putea ajuta să înțelegem *cum* și *când* plantele „au apelat” la acestea pentru a putea face față unui conținut ridicat de săruri în mediul lor de viață.

Probabil că adaptarea histo-anatomică a halofitelor la salinitate s-a realizat, în decursul timpului, într-o manieră *integrată, succesivă, ierarhică și topografică*, la nivelul organelor vegetative axiale și laterale. Asta înseamnă că plantele au dispus și dispun concomitent (pe lângă mecanismele histo-anatomice) de mai multe mecanisme reglatoare ale conținutului de săruri, cum ar fi cele metabolice, fiziologice, genetice, moleculare. Nu putem ști cu siguranță când și cum au apărut

acestea din urmă; este foarte posibil, însă, ca unele din ele să fi apărut pe fondul și pe suportul unor structuri anatomice *deja* existente. Exemplul cel mai elocvent și relevant este fotosinteza de tip C₄, a la carei procese metabolice nu se pot desfășura decât în cadrul unui sistem *fizic (anatomic) bifazic*, care implică două straturi clorenchimatiche distincte; este vorba de așa numită structură *Kranz anatomy*, despre care am amintit într-o lucrare anterioară (Grigore, 2008a).

Structurile secretoare de săruri la halofite le putem considera, în contextul celor prezentate mai sus, niște structuri anatomice *periferice, posibil suplimentare și substitutive* în evoluția halofitelor.

O mai veche observație de-a noastră, confirmată și de opiniile altor autori, par să certifice ideea că halofitele pot prezenta *doar* o singură strategie majoră, adaptativ-ecologică; ne refeream cu precădere la succulență, mecanism trecut în revistă de noi și la raportul cu structurile secretoare de săruri (Grigore, 2008a).

O simplă constatare ne-a determinat să credem că halofitele care prezintă succulență nu posedă glande salifere, și invers; firește, este doar o constatare bazată pe observații histoanatomice, personale și raportate și la cele ale altor autori.

Practic, halofitele trebuie să rezolve următoarea dilemă: pe de o parte trebuie să asigure în țesuturi o presiune osmotică suficient de ridicată pentru a permite absorbția soluției solului, iar pe de altă parte trebuie să mențină, totuși, un nivel al concentrațiilor interne de săruri sub limita toxicității acestora.

Aceasta pare să fie ambivalența succulenței: mecanism de diluție a sărurilor toxice concentrate (Na și Cl), dar și o diluție a unor săruri care intervin în toleranța la salinitate (Ca și K).

Succulența se întâlnește cu precădere la xerohalofite (deșertice sau stepice), fie la higro-halofite, cum ar fi *Salicornia* sau *Suaeda*. În ambele situații, halofitele care manifestă succulență nu posedă glande salifere.

Practic, există numeroase mecanisme care reglează pătrunderea și conținutul sărurilor în corpul plantei. Evident, primele dintre acestea (pe linie *ierarhic-topografică*) sunt localizate la nivelul rădăcinii, organ cheie în viața plantei, deoarece la interfața rădăcină-rizosferă au loc foarte multe procese fiziologice. La acest nivel pot exista anumite *bariere* care pot limita pătrunderea sării în corpul plantei: endoderma și/sau exoderma, probabil fenomenul de policambie (Grigore, 2008a,b). În unele situații, sarea poate fi eliminată și la nivelul rădăcinii, cum ar fi la speciile de mangrove, care mai au și alte mecanisme reglatoare la acest nivel.

Tulpina pare să fie un organ puțin specializat în toleranța la săruri; în afară de policambie, mai ales la nivelurile sale bazale²⁷ și succulență, tulpinile pot fi prevăzute uneori și cu glande salifere.

Frunza este organul la care formațiunile secretoare de săruri au căpătat plasticitatea și dezvoltarea celei mai spectaculoase.

²⁷ Asta, într-adevăr, dacă policambia are această valoare adaptativ-ecologică, pe care am discutat-o în alte lucrări (Grigore, 2008a,b).

În acest sens putem afirma că halofitele care posedă structuri secretoare de săruri sunt cele care nu au *reușit*, prin excelență, să-și asigure, prin alte mecanisme, topografic-anatomic inferioare, toleranța la săruri reclamată de conținutul ridicat de săruri din mediu.

Referindu-ne strict la frunză (limb foliar), putem afirma că, în absența suculenței (țesut acvifer foarte dezvoltat, format din celule mari, dispuse în mai multe straturi), plantele vor fi fost nevoite să rezolve o concentrație ridicată de săruri din țesuturile lor prin eliminarea la exterior. Suculența ar fi, din acest punct de vedere, tot o *barieră*, un mediu de dispersie, care permite acumularea și diluția temporară a sării, ceea ce pare să nu mai impună secreția lor la exterior.

Am gândit aceste aspecte pe chei dichotomice; prezența unui mecanism anatomic ar implica absența celui alt, și invers.

Dintre speciile discutate în lucrarea de față, majoritatea nu prezintă limb succulent, decât poate cu excepția speciilor de mangrove, care reprezintă, cum vom vedea în continuare, un caz particular de halofitism.

Cât privește modul de apariție a acestor structuri secretoare, într-un anumit moment²⁸ din evoluția lor, nu putem decât să emitem unele ipoteze.

Astfel, este foarte probabil ca glandele (în sens larg), să fi provenit din:

1. **Celule epidermice obișnuite**, în urma unui *semnal*, probabil mediat hormonal, pe calea unui răspuns la un factor stresant: salinitate și/sau ariditate excesivă. Studiile de ontogeneză a acestor structuri secretoare, pe care le-am menționat și noi pe parcursul lucrării, pot susține această ipoteză. Celulele epidermice ar fi putut suferi ulterior diviziuni succesive, care să fi condus la edificarea structurilor secretoare de săruri, așa cum le cunoaștem astăzi. Funcția secretoare ar fi putut fi dobândită prin intensificarea activităților metabolice, pe seama dezvoltării aparatului vacuolar, a mitocondriilor și a nucleului. Odată funcția secretorie dobândită, aceasta ar fi fost menținută, deoarece o lege generală a evoluției precizează că, o achiziție odată făcută de un organism, nu mai poate fi pierdută; evoluția este un fenomen complex, ireversibil. Este probabil ca și plantele de coastă, supuse prin părțile lor aeriene impulverizațiilor saline, să fi oferit un răspuns de acest gen mult mai rapid decât halofitele de interior, deoarece acțiunea agentului stresant (declanșator) ar fi fost mai rapidă și mai directă.

2. **Celule stomatice**, care reprezentau *deja* celule epidermice (topografic vorbind) mai evoluate și mai specializate decât restul celulelor de la nivelul epidermei. Cel puțin, ar fi putut suplini sau însoți secreția sărurilor, datorită configurației caracteristice: în primul rând ostiola, care este orificiul ce asigură contactul cu atmosfera exterioară, dar și camerele

²⁸ Este lesne de înțeles că *moment*, la scară geologică înseamnă, de fapt, mult mai mult decât ne putem imagina noi; evoluția este un proces de durată.

sub- și suprastomatice, care ar fi putut asigura, temporar, depozitarea sării. Aceasta este o ipoteză interesantă, iar posibilitatea excreției sării prin stomate nu este pe deplin exclusă (de Chalain și Berjak, 1979).

3. **Peri (trichomi)**, localizați la nivelul epidermei, care ar fi putut să aibă inițial o funcție protectoare, mai ales împotriva razelor solare. Acesta ar fi cazul celei de-a doua *linii evolutive* propuse de noi în cazul structurilor secretoare de la poacee. Pare o ipoteză plauzibilă dacă ne gândim la glandele, numite uneori *microperi secretori*, care au, așa cum am văzut, o structură uni-, dar, cel mai adesea, bicelulară. Amintim aici, ca un argument, dificultatea, și în zilele noastre, de a distinge, la poacee, între aceste tipuri de structuri secretoare și celelalte tipuri de trichomi. Asta se datorează faptului că structurile sunt foarte asemănătoare, diferența fiind vizibilă abia când planta este supusă unor tratamente saline, moment în care glandele devin active și secretă săruri (Liphschitz și Waisel, 1974). O asemenea observație este foarte captivantă, deoarece avem motive să credem că așa s-ar fi putut petrece și în decursul evoluției: pe măsură ce salinitatea mediului a crescut, perii (tectori) au căpătat o funcție secretorie, asigurând eliminarea excesului de săruri la exterior. Pare să fie vorba mai degrabă de o funcție secretorie *difuză* în cadrul acestui grup, nici glandele saline de la poacee nepărând foarte complicate din punct de vedere structural. Asta poate avea legătură și cu faptul că poaceele dispun și de alte mecanisme reglatoare ale conținutului de săruri; pare că un grup de plante, cu cât are mai multe mecanisme *compensatoare* ale reglării conținutului de săruri (în special fiziologice, metabolice), cu atât cele anatomice sunt mai slab exprimate. În plus, s-a demonstrat că, de regulă, secreția este cu atât mai intensă, cu cât concentrația în săruri a mediului este mai ridicată. Unele poacee halofite, posesoare de astfel de peri secretori, revenite cândva la mediul glicofitic, au încetat să mai secrete săruri în lipsa substratului salin care să inducă și să susțină secreția.

Marea majoritate a poaceelor nu sunt suculente, ca să rămânem în spiritul observațiilor de mai sus.

De altfel, trebuie reținută următoarea idee: este firesc ca producțiile epidermice (pentru că structurile secretoare de săruri asta reprezintă, în definitiv) să provină, atât în ontogeneză, cât și în filogeneză, din celule epidermice obișnuite.

Interesant este și cazul perilor veziculari de la speciile din familia *Chenopodiaceae*. Ei sunt formați dintr-o celulă bazală, un pedicel (*stalk cell*) și o celulă terminală mare, globuloasă (*bladder*), care-și datorează volumul exagerat acumulării masive de săruri în vacuola mare, centrală, a acesteia din urmă.

După cum am discutat, „taxonomia” (terminologia) acestor structuri este discutabilă și inconsecventă. Este posibil ca, *inițial*, funcția acestor peri veziculari să fi fost pur acviferă, realitate impusă de condițiile paleoclimatice (unele din ele menținute și astăzi: salinitate, uscăciune). Cu timpul, însă, datorită fenomenului de

salinizare consecutiv aridizării, acești peri ar fi început să acumuleze inevitabil și săruri, absorbite de sistemul radicular și conduse în întregul corp al plantei. Sărurile, neputând fi diluate de alt sistem dispersiv (în absența succulenței din mezofil), ar fi preluat ei această funcție, ca un ultim strat *periferic* al frunzei, deci ca o ultimă cale de mediere a stresului salin. Sărurile s-au acumulat în celule veziculare (bladders) care, prin colapsare, au eliberat sărurile la suprafața organelor vegetative aeriene, îndepărtând astfel excesul de săruri. Depozitul de sare de la suprafața frunzei și funcția sa higroscopică sunt discutabile deși, în condiții de uscăciune atmosferică, absorbția vaporilor de apă din aer ar fi putut constitui un avantaj pentru plantă.

Un asemenea fenomen, de secreție și îndepărtare ulterioară a sărurilor de către glande la nivelul organelor aeriene, ar fi putut produce o salinizare continuă la nivelul solului, deci și al rizosferei. Pe de o parte, ar fi putut fi un avantaj cert pentru speciile posesoare de astfel de mecanisme secretoare, care ar fi eliminat în acest mod speciile concurente, netolerante la salinitate (a se vedea cazul *Tamarix*), iar pe de altă parte ar fi însemnat o resalinizare chiar și pentru speciile tolerante la săruri. Acestea, având însă mecanisme care să le asigure rezistența necesară pentru germinare, înflorire și fructificare, au putut să ocupe în continuare nișele ecologice prestabilite, saline.

Mangrovele prezintă specii care au în structura limbului atât glande cât și succulență; însă, evoluția acestor ecosisteme pare să fie legată primordial de mediul salin, marin, fiind ecosisteme costiere, tropicale și subtropicale. Pe de altă parte, nu toate speciile de mangrove au glande salifere, însă cele care nu au glande prezintă, în majoritatea cazurilor, succulență. De aceea, credem că evoluția acestor structuri secretoare de săruri nu poate fi privită decât în contextul particular și spectaculos al condițiilor paleoclimatice și climatice actuale.

Celulele epidermice veziculare de la speciile de *Mesembryanthemum* par să reprezinte cea mai simplă arhitectură acumulator-secretoare de săruri întâlnită la halofite. Structura acestor formațiuni (deși poate că *formațiune* este mult spus, ținând cont că sunt simple celule epidermice, cu funcție specială) amintește de cea de la *Chenopodiaceae*, noi echivalând chiar celulele – bladders de la *Atriplex* cu aceste celule epidermice veziculare de la *Mesembryanthemaceae*.

După cum am mai precizat, la începutul lucrării, unii autori includ celulele epidermice veziculare de la *Mesembryanthemum* alături de perii veziculari de la *Chenopodiaceae*; nu este greșit, deoarece credem că respectivii autori au încercat să sesizeze astfel deosebirea acestora față de glandele salifere *propriu-zise* (de tipul celor întâlnite la *Plumbaginaceae*, *Frankeniaceae*, *Tamaricaceae*, *Avicenniaceae* etc.), ceea ce corespunde realității.

Însă, din punct de vedere strict histo-anatomic există diferențe între CEV de la *Mesembryanthemum* și perii de la *Chenopodiaceae*. Acești autori nu au avut în vedere criteriul structural, în intenția lor de clasificare a structurilor secretoare, ci mai degrabă pe cel funcțional; acest punct de vedere se suprapune și peste

clasificarea oferită de Fahn (1988) (a se vedea discuțiile de la capitolul introductiv).

Mediul salin, atât primar (prin care noi înțelegem oceanele propriu-zise, din trecut și cele actuale), cât și cel secundar (prin care desemnăm habitatele saline de *interior*, continentale) a impus anumite condiții particulare organismelor care erau legate, într-un fel sau altul, de aceste medii hipertonicice. De fapt, hipertonicitatea mediului intern al organismelor pare să fie principalul aspect care amenința integritatea hidrică a viețuitoarelor.

Am ajuns într-un punct al discuției în care putem face referire la alte grupe de organisme care, confruntându-se cu aceleași condiții ale habitatelor (hipersalinitate), au fost nevoite să-și dezvolte mecanisme compensatorii pentru a evita deshidratarea impusă de hiperosmoticitatea mediului salin.

Astfel, trebuie spus că nu numai *halofitele* prezintă glande salifere; există foarte multe specii de vertebrate care posedă asemenea formațiuni secretoare de săruri. Este vorba de specii de *reptile* și *păsări*, legate de mediul marin, salin. Aceste glande au fost trecute în revistă, printre alții, de Peaker și Linzell (1975), McNab (2002), Dantzler și Bradshaw (2009), Braun (2009).

Pornind de la aceste precizări se pot face anumite corelații interesante, care pentru noi pot fi utile în înțelegerea mecanismelor evolutive ce au intervenit pentru a asigura supraviețuirea unei specii (indiferent de regn) în habitate saline. Din câte cunoaștem, nu a mai încercat nimeni o astfel de paralelă și corespondență între formațiunile secretoare ale halofitelor și cele de la alte grupe de organisme, vertebrate (nemamaliene) în cazul de față.

În toate cazurile, situația-problemă este aceeași pentru toate organismele: *eliminarea* excesului de săruri din țesuturi în vederea evitării deshidratării, în cazul animalelor, și în vederea evitării unei acumulări de săruri care poate deveni toxică, în cazul halofitelor.

La halofite, problema se poate pune în aceeași manieră ca și în cazul vertebratelor, dar și un pic diferit. Noi am discutat prezența glandelor salifere în raport cu cealaltă strategie majoră din viața halofitelor, și anume, suculența, viziune care se poate dovedi utilă și în acest context nou al discuțiilor. Trebuie spus că unele specii de halofite trebuie, din contră, să *acumuleze* săruri pentru asigurarea presiunii osmotice din interiorul celulelor până la un anumit nivel însă; din contră, alte specii care nu au avut această capacitate de acumulare (și diluție implicită) a sărurilor, au dezvoltat cu precădere calea glandelor salifere. Am presupus, în acest caz, că glandele ar fi un mecanism *substitutiv* și/sau *compensatoriu*, în vederea eliminării excesului de săruri, pentru menținerea unei homeostazii ionice optime.

Trebuie spus că și în cazul vertebratelor (reptile și păsări) posesoare de glande saline situația pare să fie similară din acest punct de vedere: astfel, mamiferele au rezolvat această problemă printr-o mai mare dezvoltare și eficiență a *rinichilor*, capabili să producă o urină pronunțat *hipertonică* față de restul fluidelor corpului; deci, eliminarea excesului de săruri din corpul mamiferelor pare o

problemă rezolvată numai cu ajutorul acestor organe strict și înalt specializate (Shuttleworth, 1987).

Deci, și în cazul reptilelor și păsărilor marine pare să fie vorba tot de un mecanism compensator, în vederea evitării hiperosmoticității interne.

După cum am anticipat, majoritatea speciilor de reptile posesoare de glande saline sunt legate, într-un fel sau altul, de apa sărată: fie o ingeră direct, fie este vorba de o dietă preponderent salină. Foarte puține specii terestre au asemenea glande (A se vedea tabelul 10.13., Dantzler și Bradshaw, 2009, p. 472–473, *op. cit.*). Aceste glande extrarenale (numite astfel tocmai din motivul descris mai sus) sunt capabile să elaboreze soluții saline hiperosmotice, secretând o gamă mult mai variată de ioni, comparativ cu glandele păsărilor; diferențe apar și în ceea ce privește morfologia lor și originea embriogenetică a acestor structuri.

Se pare că și zoologii s-au confruntat cu o problemă, care nu i-a ocolit, așa cum am văzut, nici pe botaniști: este vorba de limbaj și terminologie. Dacă, inițial, termenul de *glandă salină* era limitat la glandele secretoare de NaCl, localizate în regiunea craniană a păsărilor și reptilelor marine, respectiv glandele saline nazale la păsări și cele lacrimale, la broaștele țestoase, cu timpul, termenul s-a extins și la alte structuri analoage. Este vorba de glandele saline ale păsărilor terestre și ale șopârlor (unele din ele secretă mai degrabă potasiu, decât sodiu), și chiar de cele rectale, secretoare de săruri, de la peștii elasmobranhi. Cu timpul, a fost descrisă o funcție secretoare de săruri și glandelor linguale de la unele specii de crocodili (Kelly, 2006) și glandelor posterioare sublinguale de la unii șerpi marini.

Putem observa că este vorba, practic, de aceeași problemă pe care noi am pus-o în discuție în repetate rânduri: numai studii complementare celor de morfologie și anatomie, vor putea preciza, cu mai multă siguranță, natura secreției la anumite specii posesoare de structuri secretoare.

O convergență comună interesantă, în cazul vertebratelor și al halofitelor, este aceea că natura și intensitatea secreției glandelor este determinată de cantitatea de apă și de hrană consumate, respectiv *absorbite*²⁹, ceea ce pare, logic, cel puțin la prima vedere.

Firește că discuțiile pot continua la nesfârșit; nu ne propunem acest lucru, deoarece nu este competența noastră. Însă această paralelă ni s-a părut prea interesantă și seducătoare pentru a nu o aduce în discuție în rândurile de față.

O ultimă precizare pe care o mai facem în acest context este cea legată de relația: factori de mediu (comuni) și speciile de organisme (vertebrate și plante halofite). Aceasta se referă la relația dintre pierderile de apă din corpul unor specii de vertebrate, acumularea sărurilor în corpul lor și prezența sau absența glandelor salifere. Pare *exact* „scenariul” aplicabil și pentru halofite.

²⁹ În cazul halofitelor, când am discutat problema *recreției* sărurilor, în paralel cu ceilalți termeni folosiți pentru a desemna eliminarea lor, am afirmat, cu alte cuvinte, că sărurile sunt eliminate aproximativ așa cum au fost absorbite, deci ne- (sau foarte puțin) modificate din punct de vedere metabolic.

S-a demonstrat că unele specii de șopârle din medii xerice pierd apă mult mai lent decât cele din mediile mezice (potrivit de umede); altele, tot în vederea limitării pierderii apei din corpul lor, *tolerează creșteri remarcabile de soluții concentrate în interiorul corpului lor* (Pianka și Vitt, 2006, subl. n.). Citind textul autorilor sus-citați am putut remarca, printre rânduri, același punct de vedere pe care l-am expus și noi în nenumărate rânduri: o specie, fie acumulează săruri, fie le elimină. Pasajul care ne-a atras atenția este următorul: „*unele specii de Ctenophorus care trăiesc în habitatele aride din Australia, de exemplu, trec prin lungi perioade de uscăciune în timpul verii, devenind mai mult sau mai puțin deshidratate. Deoarece acestea nu au glande care să elimine excesul de săruri* (subl. n.), *unele săruri, în special sodiul, se acumulează în cantități ridicate în țesuturile corpului (fenomen numit hipernatremie). Aceste șopârle de obicei se hrănesc cu furnici, care conțin și ele mari cantități de sodiu. În timpul secetei, șopârlele încetează să mai consume aceste furnici, devenind active, rezistând concentrațiilor ridicate de soluții, până ce ploaia le permite să bea și să excrete sărurile*” (p. 39, *op. cit.*).

Din textul de mai sus vrem să reținem următoarea idee: se pare că există *modele universale* de răspuns ale organismelor (aparținând chiar unor regnuri diferite), la aceleași condiții de mediu, în cazul de față, salinitatea habitatelor, cu toate implicațiile aferente. Ceea ce poate face diferența este nivelul de complexitate a structurilor secretoare, privite *grosso modo*, și firește, particularitățile definitoare pentru grupul mare de organisme, privite în ansamblu. Însă, analize mai amănunțite și mai profunde, s-ar putea să ne releve, fără prea multă surprindere, că diferențele între grupuri, privite pe o singură linie (glandele, de exemplu) sunt, de fapt, mult mai mici.

BIBLIOGRAFIE

1. ABRAMS L., 1944 – *Illustrated Flora of the Pacific States Washington, Oregon and California*, **vol. 2**, Stanford University Press, Stanford University, California; London: Humphrey Milford Oxford University Press; **vol. 3**, Stanford University Press, Stanford, California; London: Geoffrey Cumberlege, Oxford University Press.
2. ADAM P., 1990 – *Saltmarsh ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney.
3. ADAM P., WIECEK B. M., 1983 – The salt glands of *Samolus repens*. *Wetlands (Australia)*, **3**: 2-11.
4. ADAMS P., THOMAS J. C., VERNON D. M., BOHNERT H. J., JENSEN R. C., 1992 – Distinct cellular and organismic responses to salt stress. *Plant Cell Physiol.*, **33** (8): 1215-1223.
5. ADAMS P., NELSON D. E., YAMADA S., CHMARA W., JENSEN R. G., BOHNERT H. J., GRIFFITHS H., 1998 – Growth and development of *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae). *New Phytol.*, **138**: 171-190.
6. AGARIE S., SHIMODA T., SHIMIZU Y., BAUMANN K., SUNAGAWA H., KONDO A., UENO O., NAKAHARA T., NOSE A., CUSHMAN J.C., 2007 – Salt tolerance, salt accumulation, and ionic homeostasis in an epidermal bladder-cell-less mutant of the common ice plant *Mesembryanthemum crystallinum*. *J. Exp. Bot.*, **58** (8): 1957-1967.
7. AIGRET C., 1911 – Effets de la sécheresse de l'été 1911. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, **48**: 280-282.
8. AMARASINGHE V., WATSON L., 1988 – Comparative ultrastructure of microhairs in grasses. *Bot. J. Linn. Soc.*, **98**: 303-319 (abstract).
9. AMARASINGHE L.W., WATSON L., 1989 – Variation in salt secretory activity of microhairs in grasses. *Aust. J. Plant Physiol.*, **16**: 219-229.
10. ANDERSON C. E., 1974 – A review of structure in several North Carolina salt marsh plants. In: *Ecology of halophytes* (ed. by R. J. REIMOLD, W. H. QUEEN), Academic Press, Inc., New York and London, p. 307-344.
11. ANDREI M., 1978 – *Anatomia plantelor*. Edit. Did. Şi Pedag., Bucureşti.
12. ARCANGELI G., 1890 – Sulla struttura delle foglie dell'*Atriplex nummularia* Lind. in relazione alla assimilazione. *Nuovo Giorn. Bot. ital.*, **22**: 426-430.
13. ARAUJO S. A. M. de, SILVEIRA J. A. G., ALMEIDA T. D., ROCHA I. M. A., MORAIS D. L., VIEGAS R. A., 2006 – Salinity tolerance of halophyte *Atriplex nummularia* grown under increasing NaCl leaves. *Rev. Bras. Engenharia Agrícola Ambiental*, **10** (4): 848-854.
14. ARONSON J. A., 1987 – *Haloph: Salt Tolerant Plants of the World*, Office of arid land studies. University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
15. ARRIAGA M. O., 1992 – Salt glands in flowering culms of *Eriochloa* species (*Poaceae*). *Bothalia*, **22**: 111-117 (abstract).

16. ARRIAGA M. O., 2000 – Austral South American species of *Eriochloa*, In: *Grasses: Systematics and Evolution* (ed. by S. W. L. JACOBS, K. L. WILSON, J. EVERETT), CSIRO Publishing, Collingwood, p. 141-148.
17. ARISZ W. H., CAMPHUIS I. J., HEIKENS H., van TOOREN A. J., 1955 – The secretion of the salt glands of *Limonium latifolium* Ktze. *Acta Botan. Neerl.*, **4**: 322-338.
18. ASLAM Z., JESCHKE W. D., BARRETT-LENNARD E. G., SETTER T. L., WATKIN E., GREENWAY H., 1986 – Effects of external NaCl on the growth of *Atriplex amnicola* and the ion relations and carbohydrate status of the leaves. *Plant Cell. Environ.*, **9**: 571-581.
19. ATKINSON M. R., FINDLAY G. P., HOPE A. B., PITMAN M. G., SADDLER H. D. W., WEST K. R., 1967 – Salt regulation in the mangroves *Rhizophora mucronata* Lam. and *Aegialitis annulata* R. Br. *Aust. J. Biol. Sci.*, **20**: 589-599.
20. BAL A. R., DUTT S. K., 1986 – Mechanism of salt tolerance in wild rice (*Porteresia coarctata* Roxb.). *Plant and Soil*, **92**: 399-304.
21. BALASUBRAMANIAN T., KHAN S. A., 2002 – *Mangroves of India. State-of-the-art report*. ENVIS Publication series 21, Environmental information System Centre, Centre of Advanced Study in marine Biology, Annamalai University, India.
22. BALSAMO R. A., THOMSON W. W., 1993 – Ultrastructural features associated with secretion in the salt glands of *Frankenia grandifolia* (Frankeniaceae) and *Avicennia germinans* (Avicenniaceae). *Am. J. Bot.*, **80** (11): 1276-1283 (abstract).
23. BAMIDELE J. F., 2007 – Cytochemical localization of sodium and H⁺-ATP ase in the salt gland of tree Mallow, *Lavatera arborea* L. *Int. J. Bot.*, **3** (3): 269-275.
24. BAMIDELE J. F., MALLOCH A. J. C., 2006 – Morphological and ultrastructural studies of the salt gland of tree mallow, *Lavatera arborea* L. (Malvaceae). *Int. J. Bot.*, **2** (3): 313-318.
25. BARKLA B. J., VERA-ESTRELLA R., CAMACHO-EMITERIO J., PANTOJA O., 2002 – Na⁺/H⁺ exchange in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* in associated with cellular sites of Na⁺ storage. *Funct. Pl. Biol.*, **29**: 1017-1024.
26. BARY A. de, 1877 – *Vergleich. Anat. d. Vegetationsorgane d. Phanerogamen und Farne*.
27. BARY A. de, 1884 – *Comparative anatomy of the vegetative organs of the Phanerogams and Ferns*, engl. ed. Oxford at the Clarendon Press.
28. BATANOUNY K. H., 1973 – Kallkdrusen von *Limoniastrum monopetalum*. *Naturwiss. Rundschau*, **26**: 213-214.
29. BATANOUNY K. H., 2001 – *Adaptations of desert organisms. Plants in the desert of the Middle East*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
30. BATANOUNY K. H., ABO SITTA Y. M., 1977 – Eco-physiological studies on halophytes in arid and semi-arid zones. I. Autecology of the salt-secreting halophyte *Limoniastrum monopetalum* (L.) Boiss. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.*, **23** (1-2): 13-31.

31. BATANOUNY K. H., HASSAN A. H., FAHMY G. M., 1992 – Eco-physiological studie son halophytes in arid and semi-arid zones. II. Eco-physiology of *Limonium delicatulum* (GIR.) KTZE. Flora, 186: 105-116 (abstract).
32. BAUMEISTER W., KLOOS G., 1974 – Über die salzsekretion bei *Halimione portulacoides* (L.) Aellen. Flora, **163**: 310-326.
33. BAYLIS G. T., 1940-1941 – Leaf anatomy of the New Zealand mangroves. Trans. Proc. Royal Soc. New Zeal., **70**: 164-170.
34. BEARD J. B., 1973 – *Turfgrass: science and culture*. Prentice-Hall, Englewood. Cliffs, N. J.
35. BECK C. B., 2005 – *An introduction to plant structure and development: plant anatomy for the twenty-first century*, Cambridge University Press.
36. BENNERT H. W., SCHMIDT B., 1983 – Untersuchungen zur Salzabscheidung bei *Atriplex hymenelytra* (Torr.) Wats. (*Chenopodiaceae*). Flora, **174**: 341-355.
37. BENTHAM G., 1865 – *Handbook of the British flora, a description of the flowering plants and ferns indigenous to, or naturalized in the British Isles: for the use of beginners and amateurs*. L. Reeve.
38. BERJAK P., 1978 – Subcellular adaptations in plants of extreme environments. II. Towards understanding salt excretion in *Avicennia* sp. Proc. Electron. Micr. Soc. Southern Africa, **8**: 101-102.
39. BERRY W. L., 1970 – Characteristics of salt secreted by *Tamarix aphylla*. Am. J. Bot., **57**: 1226-1230 (abstract).
40. BERRY W. L., THOMSON W. W., 1967 – Composition of salt secreted by salt glands of *Tamarix aphylla*. Can. J. Bot., **45**: 1774-1775 (abstract).
41. BHATTI A. S., STEINERT S., SARWAR G., HILPERT A., JESCHKE W. D., 1993 – ion distribution in relation to leaf age in *Leptochloa fusca* (L.) Kunth. (Kallar grass). I, K, Na, Ca and Mg. New Phytol., **123**: 539-545.
42. BLACK J. M., 1909 – *The Naturalised Flora of South Australia*, Adelaide: Hussey & Gillingham, General Printers, 106 and 108, Currie Street.
43. BLACK R. F., 1954 – The leaf anatomy of Australian members of the genus *Atriplex*. I. *Atriplex vesicaria* Heward and *A. nummularia* Lindli. Aust. J. Bot., **2**: 269-286 (abstract).
44. BLITS K. C., GALLAGHER J. L., 1991 – Morphological and physiological responses to increased salinity in marsh and dune ecotypes of *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. Oecologia, **87**: 330-335 (abstract).
45. BLASCO FR., 1991 – Les mangroves. La Recherche, **22 (231)**: 445-453.
46. BLOOM A. J., 1979 a – Diurnal ion fluctuations in the mesophyll tissue of the Crassulacean acid metabolism plant *Mesembryanthemum crystallinum*. Plant. Physiol., **64**: 919-923.
47. BLOOM A. J., 1979 b – Salt requirement for Crassulacean acid metabolism in the annual succulent *Mesembryanthemum crystallinum*. Plant Physiol., **63**: 749-753.
48. BOHNERT H. J., CUSHMAN J. C., 2000 – The ice plant cometh: lessons in abiotic stress tolerance. J. Plant Growth Reg., **19**: 334-346.

49. BOHNERT H. J., NELSON D. F., JENSEN R. G., 1995 – Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell*, **7**: 1099-1111.
50. BONNIER G., LECLERC DU SABLON L., 1905 – Cours de Botanique. Phanérogames. Librairie Générale de l'Enseignement, Paris.
51. BOON P. I., ALLAWAY W. G., 1982 – Assessment of leaf washing techniques for measuring salt secretion in *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. *Austral. J. Plant. Physiol.*, **9**: 725-734.
52. BORZA A., 1968 – *Dicționar etnobotanic*. Ed. Acad. Române, București.
53. BOSABALIDIS A. M., THOMSON W. W., 1984 – Light microscopical studies on salt glands development in *Tamarix aphylla*. *Ann. Bot.*, **54**: 169-174 (abstract).
54. BOSWELL SYME J. T., 1864 – *English Botany; or, coloured figures of British Plants (third ed.)*. vol. 2, London: Robert Hardwicke, 192, Piccadilly.
55. BRADLEY P. M., MORRIS J. T., 1991 – Relative importance of ion exclusion, secretion and accumulation in *Spartina alterniflora* Loisel. *J. Exp. Bot.*, **42**: 1525-1532.
56. BRAUN E. J., 2009 – Osmotic and ionic regulation in Birds. In *Osmotic and ionic regulation. Cells and animals* (ed. by D. H. EVANS) CRC Press, Boca Raton, p. 505-524.
57. BRECK J., 1866 – *New Book of Flowers*. New York: Orange Judd&Company, 41 Park Row.
58. BRECKLE S.-W., 2002 – Salinity, halophytes and salt affected natural ecosystems. In *Salinity: Environment-Plants-Molecules* (ed. by A. LAUCHLI, U. LUTTGE), Kluwer Academic Publishers, New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow, p. 53-77.
59. BRECKLE S.-W., 1995 – How do halophytes overcome salinity? In: *Biology of Salt Tolerant Plants*, (ed. by M. A. KHAN, I. A. UNGAR), Department of Botany, University of Karachi, Pakistan, p. 199-213.
60. BRECKLE S.-W., FREITAS H., REIMANN C., 1990 – Sampling *Atriplex* bladders: a comparison of methods. *Plant Cell Environ.*, **13**: 871-873.
61. BRIAN R. C., CATTILIN N. D., 1968 – The surface structure of leaves of *Chenopodium album* L. *Ann. Bot.*, **32**: 609-612 (abstract).
62. BRINK R. C. van der BAKHUIZEN, 1921 – Revisio generis *Avicenniae*. *Bull. Jard. Bot. Btzg.*, sér. 3, **3**: 199-223.
63. BRITTON Lord N., 1918 – *Flora of Bermuda (illustrated)*. New York, Charles Scribners Sons.
64. BRUNNER C., 1909 – Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Tamaricaceae*. *Jahrb. f. Wiss. Anst. Hamburg*, **27**: 89-162.
65. BURRELL C. C., MARINELLI J., HARPER-LORE B., 2006 – *Native alternatives to invasive plants*. Brooklyn Botanic Garden
66. BURKE D. J., WEIS J. S., WEIS P., 2000 – Release of metals by the leaves of the salt marsh grasses *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis*. *Estuarine, Coast. Shelf Sci.*, **51** (2): 153-159 (abstract).

67. CAMPBELL C. J., STRONG J. E., 1964 – Salt gland anatomy in *Tamarix pentandra*. Southwest Nat., **9**: 232-238.
68. CAMPBELL N., THOMSON W. M., PLATT K., 1974 – The apoplastic pathway of transport to salt glands. J. Exp. Bot., **25** (84): 61-69.
69. CAMPBELL N., THOMSON W. M., PLATT K., 1975 – Chloride localization in the leaf of *Tamarix*. Protoplasma, **83**: 1-14.
70. CAMPBELL N., THOMSON W. W., 1976 – The ultrastructure of *Frankenia* salt glands. Ann. Bot., **40**: 681-686.
71. CARPENTER W. B., 1901 – *The Microscope and its revelations, eight edition*, London, J. & A. Churchill, 7 Great Marlborough Street
72. CARPENTER J. L., 1983 – *Leaf glands and salt secretion in Avicennia marina* (Forsk) Vierh. Hons Thesis, The University of Sydney, Australia.
73. CHALAIN de T. M. B., BERJAK P., 1979 – Cell death as a functional event in the development of the leaf intercellular spaces in *Avicennia marina* (Forsskal) Vierh. New Phytol., **83**: 147-155.
74. CHATER E. H., JONES H., 1957 – Some observations on *Spartina townsendii* H. and J. Groves in the Dovey Estuary. J. Ecol. **45**: 157-167 (abstract).
75. CHAUDHRI I. I., HUSSAIN S. I., SHAN B. H., 1966 – The vegetation of riverian tract of the Indus around Ghulam Mohammed Barrage, West Pakistan. Veget. Acta Geobot., **13**: 319-338.
76. CHERMEZON H., 1910 – Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Ann. Sci. Nat., sér. 9, Bot., **12**: 117-313.
77. CHLORIDEAYTON W. D., RENVOIZE S.A., 1986 – *Genera Graminum, Grasses of the world*. London, Great Britain, HMSO Books.
78. CLAPHAM A. R., TUTIN T. G., MOORE D. M., 1990 – *Flora of the British Isles (third. ed.)*. Cambridge University Press.
79. CLARKE I., LEE H., 2004 – *Name that flower: the identification of flowering plants (second ed.)*. Melbourne Univ. Publishing.
80. CORREL D. S., CORREL H. B., 1972 – *Aquatic and Wetland Plants of Southwestern United States*, Environmental Protection Agency, Research and Monitoring, Grant No. 16030DNL.
81. COSTA M.V.L., TAVARES E. S., 2006 – Anatomia foliar de *Chenopodium ambrosioides* L. (*Chenopodiaceae*) – erva-de-Santa Maria. Res. Bras. Pl. Med., Botucatu, **8** (3): 63-71.
82. COSTE H., 1906 – *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes (tome troisième)*. Paris, Librairie des Sciences Naturelles.
83. CRINS W. J., 1989 – The *Tamaricaceae* in the Southeastern United States. J. Arnold Arboretum, **70**: 403-425.
84. CROSS B. D., 1909 – Observations on some New Zealand halophytes. Trans. Proc. New Zeal. Inst., **42**: 545-574.
85. CSURHES S., 2008 – *Pest plant risk assessment. Athel pine Tamarix spp.* Biosecurity Queensland. Department of Primary Industries and Fisheries, Queensland.

86. CUSHMAN J. C., MICHALOWSKI C. B., BOHNERT H. J., 1990 – Developmental control of Crassulacean acid metabolism inducibility by salt stress in the common ice Plant. *Plant Physiol.*, **94**: 1137-1142.
87. DAJIC Z., 2006 – Salt stress. In. *Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants* (ed. by K. V., MADHAVA RAO, A. S. RAGHAVENDRA, K. J. REDDY), Springer, Dordrecht, p. 41-100.
88. DANTZLER W. H., BRADSHAW S. D., 2009 – Osmotic and ionic regulation in reptiles. In *Osmotic and ionic regulation. Cells and animals* (ed. by D. H. EVANS), CRC Press, p. 443-504.
89. DAS S., 2002 – On the ontogeny of stomata and glandular hairs in some Indian mangroves. *Acta Bot. Croat.*, **61** (2): 199-205.
90. DATTA S. C., 1988 – *Systematic Botany (fourth ed.)*, New Age International.
91. DAWES C. J., 1998 – *Marine Botany (second edition)*. John Wiley&Sons, New York.
92. DECKER J. P., 1961 – Salt secretion by *Tamarix pentandra* Pall. *Forest Sci.*, **7**: 214-217.
93. DE D. N., 2000 – *Plant cell vacuoles. An introduction*. CSIRO Publishing.
94. DEBEZ A., CHAIBI W., BOUZID S., 2003 – Physiological responses and structural modifications in *Atriplex halimus* L. plants exposed to salinity. In *Cash crop halophytes. Recent studies* (ed. by M. LIETH, M. MOCHTCHENKO), Kluwer Academic Publishers, p. 19-30.
95. De LOACH C. J., CARRUTHERS R. I., LOVICH J. E., DUDLEY T. L., SMITH S. D., 2000 – Ecological interactions in the biological control of saltcedar (*Tamarix spp.*) in the United States: toward a new understanding. *Proceedings of the X International Symposium of Biological Control of Weeds*, 4-14 july, 1999, Montana, State University, Bozeman, Montana, USA, Neal R. Spencer [ed.], p. 819-873.
96. DESCHIDA W. J., PLATT-ALOIA K. A., THOMSON W. W., 1992 – Epidermal peels of *Avicennia germinans* (L.) Stearn: A useful system to study the function of salt glands. *Ann. Bot.*, **70**: 501-509 (abstract).
97. DESFONTAINES R., [1798-1799 ?] – *Flore Atlantica, sive Historia Plantarum, quae in Atlante, Agro Tunetano et Algeriensi crescunt, tomus secundus*, Parisiis, Apud editorem L. G. DESGRANGES.
98. DICKISON W. C., 2000 – *Integrative Plant Anatomy*. Harcourt Academic Press, San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Toronto, Sydney, Tokyo.
99. DONOVAN L. A., GALLAGHER J. L., 1985 – Morphological responses of a marsh grass, *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth., to saline and anaerobic stresses. *Wetlands*, **5**: 1-13 (abstract).
100. DOYLE M., 1836 – *The works of Martin Doyle [pseud.]*. Vol. 2, Dublin, William curry, Jun. and Company, Simpkin, Marshall, and Co. London; Fraser and Co. Edinburgh.
101. DRENNAN P. M., BERJAK P., 1982 – Degeneration of the salt glands accompanying foliar maturation in *Avicennia marina* (Forsskal) Vierh. *New Phytol.*, **90**: 165-176.

102. DRENNAN P. M., BERJAK P., LAWTON J. R., PANMENTER N. W., 1987 – Ultrastructure of the salt glands of the mangrove, *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh., as indicated by the use of selective membrane staining. *Planta*, **172**: 176-183 (abstract).
103. DRENNAN P., PANMENTER N. W., 1982 – Physiology of salt excretion in the mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. *New Phytol.*, **91**: 597-606.
104. D'AMBROGIO A. S., FERNANDEZ S., GONZALES E., FURLAN I., FRAYSSINET N., 2000 – Estudios morfoanatomicas y citologicos en *Atriplex sagittifolia* Speg. (*Chenopodiaceae*). *Bol. Soc. Argent. Bot.*, **35** (3-4): 215-226.
105. EASTWOOD ALICE, 1897-1900 – Studies in the Herbarium and the Field, II. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 3 rd. Ser., Bot., **1**: 89-146.
106. EGGLI U., 2002 – *Illustrated handbook of succulent plants: Dicotyledons*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
107. ESHEL Y., WAISEL Y., 1965 – The salt relation of *Prosopis farcta* (Banks et Sol.) Eig. *Isr. J. Bot.*, **14**: 50 (abstract).
108. EVERT R. F., ESAU KATHERINE, EICHHORN SUSAN E., 2006 – *Esau's Plant Anatomy (third edition)*. John Wiley and Sons, New York.
109. FAHN A., 1967 – *Plant Anatomy*. Pergamon Press, London.
110. FAHN A., 1988 – Secretory tissues in vascular plants. *New. Phytol.*, **108**: 229-257.
111. FAHN A., CUTLER D. F., 1992 – *Xerophytes. Handbuch der Pflanzenanatomie (band XIII, teil 3)*, Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
112. FAHN A., SHIMONY C., 1977 – Development of the glandular and non-glandular leaf hairs of *Avicennia marina* (Forsskal) Vierh. *Bot. J. Linn. Soc.*, **74**: 37-46.
113. FARADAY C. D., THOMSON W. W., 1986 – Structural aspects of the salt glands of the *Plumbaginaceae*. *J. Exp. Bot.*, **37** (4): 461-470 (abstract).
114. FARADAY C. D., QUINTON P. M., THOMSON W. W., 1986 – Ion fluxes across the transfusion zone of secreting *Limonium* salt glands determined from secretion rates, transfusion zone areas and plasmodesmatal frequencies. *J. Exp. Bot.*, **37** (4): 482-494 (abstract).
115. FELLER I. C., SITNIK M., 1996 – *Mangrove Ecology: a manual for a field course*. Smithsonian Institution, Washington, DC.
116. De FRAINE E., 1916 – The morphology and anatomy of the genus *Statice* as represented at Blakeney Point. I. *Statice binervosa* G. E. Smith and *Statice bellidifolia* D. C. (= *Statice reticulata*). *Ann. Bot.*, **30**: 239-282.
117. FITZGERALD M. A., ALLAWAY W. G., 1991 – Appoplastic and symplastic pathways in the leaf of the grey mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. *New Phytol.*, **119**: 217-226.
118. FITZGERALD M. A., ORLOVICH D. A., ALLAWAY W. G., 1992 – Evidence that abaxial leaf glands are the sites of salt secretion in leaves of the mangrove *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh. *New Phytol.*, **120**: 1-7.

119. FLORENCE J., 2004 – *Flore de la Polynésie française*. (vol. 2), IRD Editions.
120. FLOWERS T. J., HAJIBAGHERI M. A., CLIPSON N. J. W., 1986 – Halophytes. *Quart. Rev. Biol.*, **61** (3): 313-337.
121. FLOWERS T. J., FLOWERS S. A., HAJIBAGHERI M. A., YEO A. R., 1990 – Salt tolerance in the halophytic wild rice, *Porteresia coarctata* Tateoka. *New Phytol.*, 114: 675-684.
122. FOSTER A. D., 1949 – *Practical Plant Anatomy (second ed.)*, D. van Nostrand Company, Inc., New York.
123. FRAYSSINET N., GONZALES E., AMBROGIO A. D., FERNANDEZ S., FURLAN I., 2007 – Estudio citológico, exo y endomorfológico en *Atriplex lampa* (Moq.) D. Dietr. (*Chenopodiaceae*). *Polibotanica*, **24**: 1-23.
124. FREITAS H., BRECKLE S.-W., 1992 – Importance of bladder hairs for salt tolerance of field-grown *Atriplex* species from a Portuguese salt marsh. *Flora*, **187** (3-4): 283-297.
125. FREITAS H., BRECKLE S.-W., 1993a – Accumulation of nitrate in bladder hairs of *Atriplex* species. *Plant. Physiol. Biochem.*, **31**: 887-892.
126. FREITAS H., BRECKLE S.-W., 1993b – Progressive cutinization in *Atriplex* bladder stalk cells. *Flora*, **188** (3): 287-290.
127. FREY-WYSSLING A., 1935a – *Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen*. Springer Verlag, Berlin.
128. FREY-WYSSLING A., 1935b – Ein physiologische System der pflanzlichen Ausscheidungsstoffe. *Protoplasma*, **23**: 393-409.
129. GAMALEY I. B., 1985 – Variații kranț – anatomii u rastenii pustyni Gobi i Karakumi (The variations of the Kranz-anatomy in Gobi and Karakum plants). *Bot. Journ. SSSR*, **70**: 1302-1314.
130. GARCIA M., JAUREGUI D., MEDINA E., 2008 – Adaptaciones anatómicas foliares en especies de angiospermas crecen en la zona costera del Estado Falcón (Venezuela). *Acta Bot. Venez.*, **31** (1): 291-306.
131. GARGIULLO M. B., MAGNUSON B. L., KIMBALL L. D., 2008 – *A field guide to plants of Costa Rica*. Oxford University Press.
132. GASKIN J. F., 2003 a – Molecular systematics and the control of invasive plants: a case of *Tamarix* (*Tamaricaceae*). *Ann. Miss. Bot. Garden*, **90**: 109-118.
133. GASKIN J. F., 2003 b – *Tamaricaceae*. In: *The families and genera of Vascular Plants. Flowering Plants, Dicotyledons: Malvales, Capparales, and non-betalain Caryophyllales* (ed. by K. KUBITZKI, C. BAYER), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 363-368.
134. GASKIN J. F., GHAREMANI-NEJAD F., ZHANG D.-Y., LONDO J. P., 2004 – A systematic overview of *Frankeniaceae* and *Tamaricaceae* from nuclear rDNA and plastid sequence data. *Ann. Miss. Bot. Garden*, **91**: 401-409.
135. GHAZANFAR S. A., 1994 – *Handbook of Arabian Medicinal Plants*, CRC Press, Boca Raton.
136. GHAZANFAR S. A., FISHER M., 1998 – *Vegetation of the Arabian Peninsula*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
137. GIBSON A. C., 1996 – *Adaptation of desert organisms. Structure-function relations of warm desert plants*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

138. GLENN E. P., BROWN J. J., KHAN M. J., 1997 – Mechanisms of salt tolerance in higher plants. In. *Mechanisms of environmental stress resistance in Plants* (ed. by A. S. BASRA, R.K. BASRA), Harwood Academic Publishers, Amsterdam, p. 83-110.
139. GODMAN F. D., SALVIN O., 1881-1882 – *Biologia Centrali-Americana; or, Contributions to the knowledge of the fauna and flora of Mexico and Central America. Botany, vol. II, by HEMSLEY W. B.*, ed. by R. H. PORTER, London.
140. GOODIN J. R., MOZAFAR A., 1970 – Quantitative histochemistry of oxalate in vesiculated hairs of *Atriplex halimus*. *Histochem.*, **21** (4): 366-368 (abstract).
141. GORHAM J., 1987 – Photosynthesis, transpiration and salt fluxes through leaves of *Leptochloa fusca* L. Kunth. *Plant Cell Environ.*, 10: 191-196.
142. GORHAM J., 1995 – Mechanisms of salt tolerance of halophytes. In *Halophytes and biosaline agriculture* (ed by R. CHOUKR-ALLAH, C. V. MALCOM, A. HAMDY), CIHEAM, Instituto Agronomico Mediterraneo, Bary, Italy, Marcel Dekker INC., p. 31-54.
143. GORHAM J., WYN JONES R. G., McDONNELL E., 1985 – Some mechanisms of salt tolerance in crop plants. *Plant and Soil*, **89**: 15-40.
144. GOULD F. W., SHAW R. B., 1983 – *Grass Systematics (second ed.)*, College Station, TX: Texas, A&M University Press.
145. GOVERN Mc T. A., LAVER L. J., GRAM B. C., 1979 – Characteristics of the salt secreted by *Spartina alterniflora* and their relation to estuarine production. *Estuar. Coast. Marine Sci.*, 9: 352-376 (abstract).
146. GRAY A., 1869 – *Field, Forest, and Garden Botany, a simple introduction to the common plants of the United States east of the Mississippi, both wild and cultivated*. Ivison, New York, Phunney, Blakeman.
147. GREHAN F., RICKETT H. W., 1964 – *The Odyssey book of American wildflowers*. Odyssey Press, New York.
148. GRIFFITHS M. E., ROTJAN R. D., ELLMORE G. S., 2008 – Differential salt deposition and excretion on leaves of *Avicennia germinans* mangroves. *Carrib. J. Sci.*, **44** (2): 267-271.
149. GRIGORE M. N., 2008a – *Introducere în halofitologie. Elemente de anatomie integrativă*. Ed. Pim, Iași.
150. GRIGORE M. N., 2008b – *Cercetări histo-anatomice cu implicații ecologice la specii de halofite din Moldova*. Teză de doctorat, Universitatea „Alexandru Ioan Cuza” Iași, Facultatea de Biologie.
151. GRIGORE M. N., TOMA C., 2007 – Histo-anatomical strategies of *Chenopodiaceae* halophytes: adaptive, ecological and evolutionary implications. *WSEAS Trans. Biol. Biomed.*, **12** (4): 204-218.
152. GRIGORE M. N., TOMA C., 2008 – Ecological anatomy of halophyte species from the *Chenopodiaceae* family. *Advanced Topics on Mathematical Biology and Ecology* (Proceedings of the 4th WSEAS International Conference on Mathematical Biology and Ecology – MABE '08, Acapulco, Mexico, January 25-27, 2008): 62-67.

153. GRIGORE M. N., TOMA C., 2010 – *Halofitele. Aspecte de anatomie ecologică*, Edit. Universității „Alexandru Iona Cuza”, Iași.
154. HABERLANDT G., 1914 – *Physiological plant anatomy*. MacMillan Co., Ltd., London.
155. HANUM I. F., J. G. van der MAESEN, 1997 – *PROSEA. Plant Resources of South-East Asia, II, Auxiliary Plants*, Backhuys Publishers.
156. HARIVANDII A., BUTLER J. D., WU L., 1992 – Salinity and turfgrass culture. In: *Turfgrass* (ed. by D. V. WADDINGTON, R. N. CARROW, R. C. SHEARMAN), Agron. Monogr., 32, ASA, Madison, WI: 208-230.
157. HECK J. G., 1851 – *Iconographic encyclopedia of science, literature and art*. Vol. 2, R. Garrigue, New York.
158. HELDER R. J., 1956 – The loss of substances by cells and tissues (salt glands). In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Vol. 2 (ed. by W. RUHLAND), Springer Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, p. 468-488.
159. HENSLOW G., 1895 – The origin of plant-structure by self-adaptation to the environment, exemplified by desert or xerophilous plants. Linn. Soc. J. Bot., **30**: 218-263.
160. HILL A. E., 1967 – Ion and water transport in *Limonium*. I. Active transport by the leaf gland cells. Biochim. Biophys. Acta, **135**: 454-460.
161. HILL A. E., 1967 b – Ion and water transport in *Limonium*. II. Short-circuit analysis. Biochim. Biophys. Acta, **135**: 461-465.
162. HOGARTH P. J., 2007 – *The Biology of Mangroves and Seagrasses (second edition)*. Oxford University Press.
163. INGROUILLE M., 1992 – *Diversity and evolution of land plants*. Chapman&Hall, London Glasgow New York Tokyo Melbourne Madras.
164. INGROUILLE M., EDDIE B., 2006 – *Plants. Diversity and evolution*. Cambridge University Press.
165. ISH-SHALOM-GORDON N., DUBINSKY Z., 1990 – Possible modes of salt secretion in *Avicennia marina* in the Sinai. Plant Cell Physiol., **31** (1): 27-32 (abstract).
166. JACOBY B., 1999 – Mechanisms involved in salt tolerance of plants. In: *Handbook of plant and crop stress, (second edition)*. (ed by M. PESSARAKLI), CRC Press: 97-124.
167. JEPSON W. L., 1909 – *A Flora of California*. Vol. 1, San Francisco, Calif., Cunningham, Curtis & Welch, 1909; vol 2, California School Book depository 149, New Montgomery Street, San Francisco, 1936.
168. JESCHKE W. D., STELTER W., 1983 – Ion relations of garden orache, *Atriplex hortensis* L.: growth and ion distribution at moderate salinity and the function of bladders hairs. J. Exp. Bot., **34**: 795-810.
169. JESCHE W. D., KLAGGES S., HILPERT A., BHATTI A. S., SARWAR G., 1995 – Partitioning and flows of ions and nutrients in salt-treated plants of *Leptochloa fusca* L. Kunth. I. Cations and chloride. New Phytol., **130**: 23-35.
170. KAMIENSKI F., 1880 – Vergleichende Anatomie der Primulaceen. Abhand. Naturforsch. Ges. Halle, **14**: 141-230.

171. KARIMI S.H., UNGAR I. A., 1989 – Development of epidermal salt hairs in *Atriplex triangularis* Willd., in response to salinity, light intensity and aeration. Bot. Gaz., **150** (1): 68-71 (abstract).
172. KATHIRESAN K., BINGHAM B. L., 2001 – Biology of mangroves and mangrove ecosystems. Adv. Marine Biol., **40**: 81-251.
173. KELLY L., 2006 – *Crocodile evolution's greatest survivor*. Allen & Unwin, Crows Nest, Sydney.
174. KEMP P., CUNNINGHAM G. L., 1981 – Light temperature and salinity effects on growth, leaf anatomy and photosynthesis of *Distichlis spicata* (L.) Greene. Am. J. Bot., **68**: 507-516.
175. KHAN M. A., QAISER M., 2006 – Halophytes of Pakistan: characteristics, distribution and potential economic usage. In: *Sabkha Ecosystems, vol II: West and Central Asia* (ed. by M. A. KHAN, G. S. KUST, H.-J. BARTH, B. BÖER), Springer Dordrecht, p. 129-153.
176. KHAN M. A., GUL B., 2006 – Salt tolerant Plants of Coastal Sabkhat of Pakistan. In: *Sabkha Ecosystems, vol I: The Arabian Peninsula and adjacent countries* (ed. by H.-J. BARTH, B. BÖER), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 123-140.
177. KLEINKOPF G. E., WALLACE A., 1974 – Physiological basis for salt tolerance in *Tamarix ramosissima*. Plant Sci. Letters, **3**: 157-163 (abstract).
178. KLUGH A. B., 1909 – Excretion of sodium chloride by *Spartina glabra* and *S. alterniflora*. Rhodora, **11**: 237-238.
179. KOBAYASHI H., MASAOKA Y., TAKAHASHI Y., IDE Y., SATO S., 2007 – Ability of salt glands in Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth) to secrete Na⁺ and K⁺. Soil Sci. Pl. Nutr., **53** (6): 764-771.
180. KOYRO H.-W., LIETH H., 2008 – Global water crisis: the potential of cash crop halophytes to reduce the dilemma. In *Mangroves and Halophytes. Restoration and utilization* (ed. by: H. LIETH, N. G. SUCRE, B. HERZOG), Springer, Dordrecht, p. 7-20.
181. KOYRO H.-W., GEISLER N., HUSSIN S., HUCHZERMEYER B., 2006 – Mechanisms of cash crop halophytes to maintain yields and reclaim saline soils in arid areas. In: *Ecophysiology of high salinity tolerant plants* (ed. by M. AJMAL KHAN, D.J. WEBER), Springer, Dordrecht, p. 345-366.
182. KOYRO H.-W., LIETH H., 2008 – Global water crisis: the potential of cash crop halophytes to reduce the dilemma. In: *Mangroves and halophytes restoration and utilisation* (ed. by H. LIETH, M. G. SUCRE, B. HERZOG), Springer, Dordrecht, p. 7-20.
183. KRAMER D., 1979 – Ultrastructural observations on developing leaf bladder cells of *Mesembryanthemum crystallinum*. Flora, **168**: 193-204 (abstract).
184. KROMBACH J.-H. – G., 1875 – *Flore du Grand Duché de Luxembourg. Plantes Phanérogames*. Imprimerie J. Joris, Luxembourg.

185. KUBITZKI K., 2003 – *Frankeniaceae*. In *The families and genera of Vascular Plants, vol V, Flowering Plants. Dicotyledons: Malvales, Capparales and non-betalain Caryophyllales* (ed. by K. KUBITZKI, C. BAYER), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 209-212.
186. KÜHN, 1993 – *Chenopodiaceae*. In *The families and genera of vascular plants, vol. II: Flowering Plants. Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families* (ed. by K. KUBITZKI, J. G. ROHWER, V. BITTRICH), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 253-281.
187. LAL P.N., 2002 – Integrated and adaptive mangrove management framework – an action oriented option for the New Millenium, In *Mangrove Ecosystems. Function and Management*, (ed. by L. D. LACERDA), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 235-254.
188. LAMBERS H., CHAPIN S. F. III, PONS T. L., 2008 – *Plant Physiological Ecology (second ed.)*, Springer, New York.
189. LAMBERT M., TURNER J., 2000 – *Commercial forest plantations on saline lands*, CSIRO Publishing, Collingwood.
190. LARA J. P., 1889 – Florula Gaditana, pars tertia. Ann. Soc. Esp. Hist. Nat., **18**: 36 (230)-143 (337).
191. LARCHER W., 2008 – *Physiological plant ecology (fourth ed). Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
192. LARKOM J., PHILLIPS R., 2001 – *The organic salad garden*. Frances Lincoln Ltd., London.
193. LARKUM A. W. D., HILL A. E., 1970 – Ion and water transport in *Limonium*. V. The ionic status of chloroplasts in the leaf of *Limonium vulgare* in relation to the activity of the salt glands. Biochim. Biophys. Acta, **203**: 133-138 (abstract).
194. LEVERING C. A., THOMSON W. W., 1971 – The ultrastructure of the salt gland of *Spartina foliosa*. Planta, **97**: 183-196.
195. LEVERING C. A., THOMPSON W. W., 1972 – Studies on the ultrastructure and mechanism of secretion of the salt gland of the grass *Spartina*. Proc. 30th Electron Microscope Soc. Of America: 222-223.
196. LEVITT J., 1972 – *Response of plants to environmental stresses*. Academic Press, New York.
197. LINNAEI C. (LINNÉ C.), 1753 – *Species Plantarum. Vol. 1*, Holmiae, Impensis Laurentii Salvii.
198. LINDEN J., ANDRE E., 1870 – Le berges du Canal de Suez et la fixation des sables du Désert Egyptien. Rev. Mens. Des Serres et des Jardins, **17**: 103-105.
199. LINDLEY J., 1846 – *The vegetable kingdom: or, the structure, classification and uses of plants, illustrated upon the natural system, (second ed.)*, Braddbury and Evans, London.
200. LINN J. W., 1909 – *A flora of California Vol. 1*. Cunningham, Curtis&Welch, San Francisco.

201. LIPHSCHITZ N., WAISEL Y., 1974 – Existence of salt glands in various genera of the Gramineae. *New Phytol.*, **73**: 507-513.
202. LIPHSCHITZ N., ILAN A., ESHEL A., WAISEL Y., 1974 – Salt glands on leaves of Rhodes grass (*Chloris gayana* Kth). *Ann. Bot.*, **38**: 459-462 (abstract).
203. LIU Y. B., WANG G., LIU J., ZHAO X., TAN H. J., LI X. R., 2007 – Anatomical, morphological and metabolic acclimation in the resurrection plant *Reaumuria soongorica* during dehydration and rehydration. *J. Arid. Environ.*, **70** (2): 183-194 (abstract).
204. LLORENC S., CARVALHO AUREA C., ROSSELLO J. A., 1998 – *Limonium marisolinii* L. Llorenc (*Plumbaginaceae*) revisited. *Ann. Jard. Bot. Madrid*, **56** (1): 33-41.
205. LOUDON JANE, 1842 – *The Ladies' Flower-Garden of ornamental annuals*. William Smith, London.
206. LÜTTGE U., 1971 – Structure and function of plant glands. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **22**: 23-44.
207. LÜTTGE U., 2002 – Mangroves. In. *Salinity: Environment-Plants-Molecules* (ed. by A. LAUCHLI, U. LÜTTGE), Kluwer Academic Publishers, New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow, p: 113-135.
208. LÜTTGE U., 2008 – *Physiological ecology of tropical plants, (second ed.)*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
209. LÜTTGE U., FISCHER E., STEUDLE E., 1978 – Membrane potentials and salt distribution in epidermal bladders and photosynthetic tissue of *Mesembryanthemum crystallinum*. *Plant, Cell. Environ.*, **1**: 121-129.
210. MABBERLEY D. J., 2008 – *Mabberley's plant-book: a portable dictionary of plants, their classification and uses (third ed.)*, Cambridge University Press.
211. MACKAY J. T., 1836 – *Flora Hibernica comprising the flowering plants, ferns, Characeae, Musci, Hepaticae, Lichenes and Algae of Ireland*. Dublin, William Curry Jun and Company, Simpkin Marshall and Co London, Fraser and Co Edinburgh.
212. MANOUSAKI E., KADUKOVA J., PAPADANTONAKIS N., KALOGERAKIS N., 2008 – Phytoextraction and phytoexcretion of Cd by the leaves of *Tamarix smyrnensis* growing on contaminated non-saline and saline soils. *Environ. Res.*, **106** (3): 326-332 (abstract).
213. MARCUM K. B., 1999 – Salinity tolerance mechanisms of grasses in the subfamily Chloridoideae. *Crop Sci*, **39**: 1153-1160.
214. MARCUM K. B., 2002 – Growth and physiological adaptations of grasses to salinity. In *Handbook of plant and crop physiology, (second edition)* (ed. by M. PESSARAKLI) Marcel Dekker, Inc., New York, Basel, p. 623-636.
215. MARCUM K. B., 2006 – Saline tolerance physiology in grasses. In. *Ecophysiology of high salinity tolerant plants* (ed. by M. AJMAL KHAN, D.J. WEBER), Springer, p. 157-172.
216. MARCUM K. B., MURDOCH C. L., 1990a – Salt glands in the Zoysieae. *Ann. Bot.*, **66**: 1-7.

217. MARCUM K. B., MURDOCH C. L., 1990b – Growth responses, ion relations, and osmotic adaptations of eleven C₄ turfgrasses to salinity. *Agron. J.*, **82**: 892-896.
218. MARCUM K. B., MURDOCH C. L., 1992 – Salt tolerance of the coastal salt marsh grass, *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. *New Phytol.*, **120**: 281-288.
219. MARCUM K. B., MURDOCH C. L., 1994 – Salinity tolerance mechanisms of six C₄ turfgrasses. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, **119**: 779-784.
220. MARCUM K. B., ANDERSON S. J., ENGELKE M. C., 1998 – Salt gland ion secretion: a salinity tolerance mechanism among five Zoysiagrass species. *Crop Sci.*, **38**: 806-810.
221. MARCUM K. B., PESSARAKLI M., 2006 – Salinity tolerance and salt gland excretion efficiency of Bermuda grass Turf cultivars. *Crop Sci.*, **46**: 2571-2574.
222. MARLOTH R., 1887 – Zur Bedeutung der Salz Drüsen der Tamariscineen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, **5**: 319-324.
223. MAURY P., 1886 – Sur l'organisation et distribution géographique des Plombaginacées. *Ann. Sci. Nat., sér. 7, Bot.*, **4**: 1-134.
224. METCALFE C.R., CHALK L., 1972 – *Anatomy of the Dicotyledons. Vol. 1, 2*, Clarendon Press, Oxford.
225. MOHR H., SCHOPFER P., LAWLOR G., LAWLOR D. W., 1995 – *Plant physiology*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
226. McNEILLY T., ASHRAF M., VELTKAMP C., 1987 – Leaf micromorphology of sea cliff inland plants of *Agrostis stolonifera* L., *Dactylis glomerata* L. and *Holcus lanatus* L. *New Phytol.*, **106**: 261-269.
227. McMULLEN C. K., 1999 – *Flowering Plants of the Galapagos*. Cornell University Press.
228. McNAB B. K., 2002 – *The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics*. Cornell University Press.
229. MILLER JESSICA L., 2008 – The dispersion of *Tamarix ramosissima* on the Quivira National Wildlife Refuge. *Cantaurus*, **16**: 13-14.
230. MONTEIL P., 1906 – *Anatomie comparée de la feuille des Chénopodiacées*, Thèse no. 9, Ecole Supérieure de Paris.
231. MORALES M. A., TORRECILLAS A., RODRIGUEZ P., ALARCON J. J., SANCHEZ-BLANCO M. J., 2001 – Effects of salinity on growth and leaf water relations of two genotypes of *Limonium* sp. *Acta Hort. (ISHS)*, **559**: 419-423 (abstract).
232. MORAT PH., 2001 – *Flore de Madagascar et des Comores*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
233. MORIS J. H., 1837 – *Flora Sardoia seu Historia Plantarum in Sardinia et adjacentibus insulis. Vol. I*, Taurini ex Regio Typographeo.
234. MOȚIU T., TOMA C., TIRON A., NIȚĂ M., 1987 – Contribuții la cunoașterea structurii organelor vegetative de *Limonium gmelini* (Willd). *O. Ktze. An. Șt. Univ. „Al. I. Cuza” Iași, s. II a (Biol.)*, **33**: 11-14.

235. MOZAFAR A., GOODIN J.R., 1970 – Vesiculated hairs: a mechanism for salt tolerance in *Atriplex halimus* L. *Plant. Physiol.*, **45**: 62-65.
236. MULLAN D. P., 1931 – On the occurrence of glandular hairs (salt glands) on the leaves of some Indian halophytes. *J. Ind. Bot. Soc.*, **10**: 184-209.
237. MUNZ P. A., LAKE D., FABER P. M., 2004 – *Introduction to California spring wildflowers of the Foothills, Valleys, and Coast (second ed.)*, University Press, California.
238. NAIDOO G., NAIDOO Y., 1998a – Salt tolerance in *Sporobolus virginicus*: the importance of ion relations and salt secretion. *Flora*, **193**: 337-344.
239. NAIDOO Y., NAIDOO G., 1998b – *Sporobolus virginicus* leaf salt glands: morphology and ultrastructure. *South. Afr. J. Bot.*, **64** (3): 198-204
240. NAIDOO Y., NAIDOO G., 1999 – Cytochemical localisation of adenosine triphosphatase activity in salt glands of *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. *South. Afr. J. Bot.*, **65**: 370-373 (abstract).
241. NAIDOO Y., NAIDOO G., 2006 – Localization of potential ion transport pathways in the salt glands of the halophyte *Sporobolus virginicus*. In: *Ecophysiology of high salinity tolerant plants* (ed. by M. AJMAL KHAN, D.J. WEBER), Springer, Dordrecht, p. 173-185.
242. NANDY (DATTA) P., DAS S., GHOSE M., 2005 – Relation of leaf micromorphology with photosynthesis and water afflux in some Indian mangroves. *Acta Bot. Croat.*, **64** (2): 331-340.
243. NAPP-ZINN KL., 1973, 1974 – *Anatomie des Blattes. II. Blatt-anatomie der Angiospermen*, Band VIII, Teil 2A₁₋₂, Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
244. NAPP-ZINN KL., 1988 – *Anatomie des Blattes. II. Blatt-anatomie der Angiospermen*, Band VIII, Teil 2B₁₋₂, Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
245. NIU X., BRESSAN R. A., HASEGAWA P. M., PARDO J. M., 1995 – Ion homeostasis in NaCl stress environments. *Plant Physiol.*, **109**: 735-742.
246. NYMAN C. F., ROTH E., 1886 – *Additamenta ad Conspectum Florae Europae*. Haude-&Spener'sche Buchhandlung (F. Weilding) Berlin.
247. OLESEN P., 1979 – Ultrastructural observations on the cuticular envelope in salt glands of *Frankenia pauciflora*. *Protoplasma*, **99**: 1-9 (abstract).
248. ORCUTT D. M., NILSEN K. T., 2000 – *The physiology of plants under stress: soil and biotic factors*. John Wiley & Sons, Inc.
249. OROSS J. W., THOMSON W. W., 1982a – The ultrastructure of salt glands of *Cynodon* and *Distichlis* (Poaceae). *Am. J. Bot.*, **69** (6): 939-949.
250. OROSS J. W., THOMSON W. W., 1982b – The ultrastructure of *Cynodon* salt glands: the apoplast. *Eur. J. Cell Biol.*, **28**: 257-263 (abstract).
251. OSMOND C.B., 1974 – Leaf anatomy of Australian saltbushes in relation to photosynthetic pathways. *Austral. J. Bot.*, **22** (1): 39-44 (abstract).
252. OSMOND C. B., 1979 – Ion uptake, transport and excretion. In: *Arid-land ecosystems: structure, functioning and management* (ed. by: D. W. GOODALL, R. A PERRY), Cambridge University Press, p. 607-626.

253. OSMOND C. B., LÜTTGE U., WEST K. R., PALLAGHY C. K., SHACHER-HILL, 1969 – Ion absorption in *Atriplex* leaf tissue. II. Secretion of ions to epidermal bladders. *Austral. J. Biol. Sci.*, **22**: 797-814 (abstract).
254. OSTREM J. A., OLSON S. W., SCHMITT J. M., BOHNERT J. J., 1987 – Salt stress increases the level of translatable mRNA for phosphoenolpyruvate carboxylase in *Mesembryanthemum crystallinum*. *Plant Physiol.*, **84**: 1270-1275.
255. ÖZTÜRK M. A., WAISEL Y., KHAN M. A., GÖRK G., 2006 – *Biosaline agriculture and salinity tolerance in plants*. Birkhäuser, Basel.
256. PACKHAM J. R., WILLIS A. J., 1997 – *Ecology of dunes, salt marsh and shingle*. Chapman&Hall, London.
257. PALLAGHY C. K., 1970 – Salt relation of *Atriplex* leaves. In *The Biology of Atriplex* (ed. by R. JONES), Div. Plant Industry, CSIRO, Canberra, p. 57-61.
258. PANDA H., 2004 – *Handbook on Medicinal Herbs with uses*. Asia Pacific Business Press, New Delhi.
259. PANDEY S. N., CHADHA A., 1996 – *Plant Anatomy and Embryology (second ed.)*, Vikas Publishing House Pvt Ltd.
260. PANDEY S. N., SINHA B. K., 2005 – *Plant Physiology (fourth ed.)*, Vikas Publishing House Pvt Ltd.
261. PAPPE W. L., 1857 – *Florae Capensis medicae prodromus; or enumeration of South African used as remedies by the colonists of the Cape of Good Hope (second ed.)*, Saul Solomonand Co., Cape Town.
262. PAUL M. J., COCKBURN W., 1989 – Pinitol, a compatible solute in *Mesembryanthemum crystallinum* L. *J. Exp. Bot.*, **40**: 1093-1098.
263. PAULSEN O., 1912 – *The Studies on the vegetation of the Transcaspian lowlands*, In: *The second Danish Pamir expedition, (conducted by O. OLUFSEN)*. Gyldendalske Boghandel, Nordisk Forlag, Copenhagen.
264. PEAKER M., LINZELL J. L., 1975 – *Salt glands in birds and reptiles*. Cambridge University Press.
265. PIANKA E. R., VITT L. J., 2006 – *Lizards: windows to the evolution of diversity*. California University Press.
266. PLENK J. J., 1796 – *Elementa Terminologiae Botanicae ac systematis sexualis Plantarum*. Apud A. Blumauer, Viennae.
267. POLLAK G., WAISEL Y., 1970 – Salt secretion in *Aeluropus littoralis* (Willd.) *Parl. Ann. Bot.*, **34**: 879-888 (abstract).
268. POLLAK G., WAISEL Y., 1979 – Ecophysiology of salt excretion in *Aeluropus littoralis* (Gramineae). *Physiologia Plantarum*, **47** (3): 177-184.
269. PONS E., 1902 – Primo contributo per una rivista critica delle specie italiane del genere *Atriplex* L. *Nuovo Giorn. Bot. ital.*, ser. 2., **9**: 33-58.
270. PORA E., 1969 – Mangrovele. *Natura*, **21** (3): 45-53.
271. POUCHET F. A., 1883 – *The Universe; or, the wonders of Creation. The infinitely Great and the Infinitely Little (seventh ed.)*, ME.: H. HALLETT and COMPANY, Portland.

272. PRASAD M. N. V., 1996 – *Plant Ecophysiology*, John Wiley&Sons Inc., New York.
273. PYYKKÖ M., 1966 – The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fennici*, **3** (3): 453-622.
274. RAI A. K., TAKABE T., 2006 – *Abiotic stress tolerance in plants toward the improvement of Global Environment and Food*. Springer, Dordrecht.
275. RAMADAN T., 1998 – Ecophysiology of salt excretion in the xero-halophyte *Reaumuria hirtella*. *New Phytol.*, **139**: 273-281
276. RAMADAN T., 2001 – Dynamics of salt secretion by *Sporobolus spicatus* (Vahl) Kunth from sites of differing salinity. *Ann. Bot.*, **87** (2): 259-266 (abstract).
277. RAMADE FR., 1994 – *Éléments d'écologie. Ecologie fondamentale (seconde ed.)*, Ediscience, Paris.
278. RAMAKRISHNAN P. S., NAGPAL R., 1973 – Adaptation to excess salts in an alkaline soil population of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. *J. Ecol.*, **61**: 369-381.
279. RAMATI A., LIPHSCHITZ N., WAISEL Y., 1976 – Ion localization and salt secretion in *Sporobolus arenarius* (Gov.) Duv.-Jouv. *New Phytol.*, **76**: 289-294.
280. RATTAN V., 1896 – *A popular California Flora, or Manual of Botany for Beginners (ninth ed.)*. The Whitaker & Ray Co., San Francisco.
281. REDONDO-GOMEZ S., MATEOS-NARANJO E., DAVY A. J., FERNANDEZ-MUNOZ F., CASTELLANOS E. M., LUQUE T., FIGUEROA M. E., 2007 – Growth and photosynthetic responses to salinity of the salt-marsh shrub *Atriplex portulacoides*. *Ann. Bot.*, **100** (3): 555-563.
282. REIMANN C., 1988 – Zur Ökophysiologischen Bedeutung der Blasenhaare bei *Chenopodium*-Arten. *Bielefelder Ökologische Beiträge*, **3**: 31-41.
283. REIMANN C., BRECKLE S.-W., 1988 – Salt secretion in some *Chenopodium* species. *Flora*, **180**: 289-296.
284. ROZEMA J., 1975 – An ecophysiological investigation into the salt tolerance of *Glaux maritima*. *Acta Bot. Neerl.*, **24**: 407-416.
285. ROZEMA J., 1996 – Biology of halophytes. In *Halophytes and biosaline agriculture* (ed by R. CHOUKR-ALLAH, C. V. MALCOM, A. HAMDY), CIHEAM, Instituto Agronomico Mediterraneo, Bary, Italy, Marcel Dekker INC., p. 17-30.
286. ROZEMA J., RIPHAGEN I. SMINIA T., 1977 – A light and electron-microscopical study on the structure and function of the salt gland of *Glaux maritima*. *New Phytol.*, **79**: 665-671.
287. ROZEMA J., RIPHAGEN J., 1977 – Physiology and ecologic relevance of salt secretion by the salt gland of *Glaux maritima* L. *Oecologia* (Berlin), **29**: 349-357 (abstract).
288. ROZEMA J., GUDE H., 1981 – An ecophysiological study of the salt secretion of four halophytes. *New Phytol.*, **89**: 201-217.
289. ROZEMA J., OTLE M. L., BROEKMAN W., ERNST W. H. O., 1991 – Ion content and ion excretion of *Spartina anglica* in relation to salinity and redox potential of salt marsh soil. *Zeit. Pflanzen. Boden.*, **154** (4): 307-313 (abstract).

-
290. RUDALL P., 2007 – *Anatomy of flowering plants (third ed.)*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne, Madrid, Cape Town, Singapore, São Paulo.
291. RUHLAND W., 1915 – Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten. Jahrb. f. Wiss. Bot., **55**: 409-498.
292. RUNDEL P. W., GIBSON A. C., 1996 – *Ecological communities and processes in a Mojave Desert ecosystem*. Cambridge University Press.
293. RYGOL J., ZIMMERMANN U., BALLING A., 1989 – Water relations of individual leaf cells of *Mesembryanthemum crystallinum* plants grown at low and high salinity. J. Membr. Biol., **107**: 203-212 (abstract).
294. SAENGER P., 2002 – *Mangrove ecology, silviculture, and conservation*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
295. SAIRAM R. K., TYAGI A., CHINNUSAMY V., 2006 – Salinity tolerance: Cellular mechanisms and gene regulation. In: *Plant-Environment interactions (third ed)* (ed. by B. HUANG), CRC Press, Boca Raton, p. 121-176.
296. SCHIMPER A. F. W., 1903 – *Plant Geography upon a physiological basis*. Clarendon Press, Oxford.
297. SCHIRMER U. S. – W. BRECKLE, 1982 – The role of bladders for salt removal in some *Chenopodiaceae* (mainly *Atriplex* species). In *Contributions to the ecology of halophytes* (ed. by D. N. SEN, K. S. RAJPUROHIT), W. Junk Publishers, Hague, p. 215-231.
298. SCHOENHERR A. A., 1995 – *A natural history of California, vol. 56 of California natural history guides*. California University Press.
299. SCHOLANDER P. F., 1968 – How mangroves desalinate water. *Physiol. Plant.*, **21**: 251-261.
300. SCHOLANDER P. F., HAMMEL H. T., HEMMINGSEN E. A., GARRY W., 1962 – Salt balance in mangroves. *Plant. Physiol.*, **37** (6): 722-729.
301. SCHOLANDER P. F., HAMMEL H. T., BRADSTREET E. D., HEMMINGSEN E. A., 1965 – Sap pressure in vascular plants. *Science*, **148**: 339-345.
302. SCHOLANDER P. F., BRADSTREET E. D., HAMMEL H. T., HEMMINGSEN E. A., 1966 – Sap concentration in halophytes and some other plants. *Plant. Physiol.*, **41**: 529-532.
303. SCHTSCHERBACK J., 1910 – Über die Salzausscheidung durch die Blätter von *Statice gmelini*. (Vorläufige Mitteilung). *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, **28**: 30-34.
304. SEN D. N., KASERA P.K., 2001 – Biology and physiology of saline plants. In *handbook of Plant and Crop Physiology (second ed)* (ed. by M. PESSARAKLI), Marcel Dekker Inc., New York, Basel, p. 563-581.
305. SHAFROTH P. B., FRIEDMAN J. M., ISCHINGER L. S., 1995 – Effects of salinity on establishment of *Populus fremontii* (cottonwood) and *Tamarix ramosissima* (saltcedar) in Southwestern United States. *Great. Basin Nat.*, **55** (1): 58-65.

306. SHARMA S. K., GUPTA I. C., 1986 – *Saline environment and plant growth*. Agro Botanical Publishers, Bilkaner.
307. SHIMONY C., FAHN A., 1968 – Light and electron microscopical studies on the structure of salt glands of *Tamarix aphylla* L. J. Linn. Soc. Bot. London, **60**: 283-288.
308. SHIMONY C., FAHN A., REINHOLD, 1973 – Ultrastructure and ion gradient in the salt glands of *Avicennia marina* (Forssk) Vierh. New Phytol., **72**: 27-36.
309. SHUTTLEWORTH T. J., 1987 – Salt gland function in osmoregulation in terrestrial and aquatic environments. In *Comparative Physiology: Life in water and on land* (ed. by P. DEJOURS, C. R. TAYLOR, E. R. WEIBEL), Fidia Research series, IX-Liviana Press, Padova, p. 537-548.
310. SIBTHORP J., EDWARD S. J., 1806 – *Florae Graecae, Prodromus: sive plantarum omnium enumeratio, vol. I.*, Londini: Typis Richardi Taylor et Socii, in Vico Shoe Rane, veneunt apud Johannem White.
311. SINGH G., 2004 – *Plant systematics: an integrated approach, (second ed.)*, Science Publishers, New Hampshire.
312. SKELDING A. D., WINTERBOTHAM J., 1939 – The structure and development of the hydathodes of *Spartina townsendii* Groves. New Phytol., **39**: 69-79.
313. SKENE MacGREGOR, 1924 – *The Biology of Flowering Plants*. The MacMillan Company, New York.
314. SLEIMI N., ABDELLY C., 2003 – Salt tolerance strategy of two halophyte species: *Spartina alterniflora* and *Suaeda fruticosa*. In: *Cash crop halophytes. Recent studies* (ed. by: M. LIETH, M. MOCHTCHENKO). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 79-85.
315. SMAOUI M. A., 1971 – Différenciation des trichomes chez *Atriplex halimus* L. C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D, 273: 1268-1271.
316. SMITH J. E., 1814 – *An Introduction to the Physiological and systematical Botany*. Anthony Finley and Broadford and Read Boston, Philadelphia.
317. SMITH J. E., 1836 – *A compendium of the English flora (second ed)*. Longman, Rees, Orme Brown, Green&Longman, London.
318. SMITH J. A.C., POPP M., LÜTTGE U., CRAM W. J., DIAZ M., GRIFFITHS H., LEE H. S. J., MEDINA E., SCHÄFER STIMMEL K. – H., THONKE B., 1989 – Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. VI. Water relations and gas exchange of mangrove. New Phytol., **111**: 293-307.
319. SOLEREDER H., 1899 – *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*. Fr. Enke Verlag, Stuttgart.
320. SOLEREDER H., 1908 – *Systematic anatomy of the Dicotyledons. A handbook for laboratories of pure and applied Botany. Vol. 1.*, Clarendon Press Oxford.
321. SOMARU R., NAIDOO Y., NAIDOO G., 2002 – Morphology and ultrastructure of the leaf salt glands of *Osysea paucinervis* (Staph) (Poaceae). Flora, **197** (1): 67-75 (abstract).

322. STENLID G., 1958 – Salt losses and redistribution of salts in higher plants. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, vol. 4 (ed by W. RUHLAND), Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg, p. 615-637.
323. STEUDLE E., LÜTTGE U., ZIMMERMANN U., 1975 – Water relations of the epidermal bladder cells of the halophytic species *Mesembryanthemum crystallinum*: Direct measurements of hydrostatic pressure and hydraulic conductivity. *Planta*, **126**: 229-246.
324. STEUDLE E., ZIMMERMANN U., LÜTTGE U., 1977 – Effect of turgor pressure and cell size on the wall elasticity of plant cells. *Plant Physiol.*, **59**: 285-289.
325. STOCKING C., 1956 – Guttation and bleeding. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, vol. 3 (ed. by W. RUHLAND), Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg, p. 489-502.
326. STOREY R., THOMSON, 1994 – An X- ray microanalysis study of the salt glands and intracellular crystals of *Tamarix*. *Ann. Bot.*, **73** (3): 307-313.
327. SUTHERLAND G. H., EASTWOOD A., 1916 – The physiological anatomy of *Spartina townsendii*. *Ann. Bot.*, **30**: 333-351 (abstract).
328. ȘERBĂNESCU-JITARIU G., TOMA C., 1980 – *Morfologia și anatomia plantelor*. Edit. Did. și Pedag., București.
329. TAKHTAJAN A., 2009 – *Flowering Plants (second ed.)*, Springer, New York.
330. TALEISNIK E. L., ANTON A.M., 1988 – Salt glands in *Pappophorum* (Poaceae). *Ann. Bot.*, **62**: 383-388 (abstract).
331. TATTINI M., GUCCI R., 1999 – Ionic relations of *Phillyrea latifolia* L. plants during NaCl and relief from stress. *Can. J. Bot.*, **77** (7): 969-975 (abstract).
332. THOMAS J. C., BOHNERT H. J., 1993 – Salt stress perception and plant growth regulators in halophyte *Mesembryanthemum crystallinum*. *Plant Physiol.*, **103**: 1299-1304.
333. THOMSON W. W., 1975 – The structure and function of salt glands. In: *Plants in saline environments* (ed. by. POLJAKOFF-MAYBER A., GALE J.), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 118-146.
334. THOMSON W. W., LIU L. L., 1967 – Ultrastructural features of the salt gland of *Tamarix aphylla* L. *Planta*, **73**: 201-220.
335. THOMSON W. W., BERRY W. L., and LIU L. L., 1969 – Localization and secretion of salt by the salt glands of *Tamarix aphylla*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.*, **63**: 310-317.
336. THOMSON W. W., PLATT-ALOIA K., 1979 – Ultrastructural transitions associated with the development of the bladder cells of the trichomes of *Atriplex*. *Cytobios*, **25**: 105-114.
337. TIEGHEM M. PH. van, 1898 – *Avicenniacees et Symphoremacees*. *J. Bot.*, **12**: 345-365.
338. TODERICH K.N., TSUKATANI T., BLACK C.C., TAKABE K., KATAYAMA Y., 2002 – Adaptation of plants to metal/salt contaminated environments: glandular structure and salt excretion. Discussion Paper no. 552 Kyoto Institute of Economic Research, Kyoto University.

339. TOMA C., 2002 – *Strategii evolutive în regnul vegetal*. Ed. Univ. „Al. I. Cuza” Iași.
340. TOMASCIK T., MAH A. J., MONTJI A., MOOSA M. K., 1997 – *The ecology of the Indonesian seas. Part 2*, Periplus Editions (HK) Ltd., Sydney.
341. TOMLINSON P. B., 1995 – *The Botany of mangroves*. Cambridge University Press.
342. TROUGHTON J. H., CARD K.A., 1974 – Leaf anatomy of *Atriplex buchananii*. New. Zeal. Bot. J., 12: 167-177.
343. TROW A. H., 1911 – *The Flora of Glamorgan, including the Spermatophytes & Vascular Cryptogams, with Index. Vol. I*, Printed for the Society by William Lewis, Cardiff.
344. TSIANTIS M. S., BARTHOLOMEW D. M., SMITH J. A. C., 1996 – Salt regulation of transcript levels for the c subunit of a leaf vacuolar H⁺-ATPase in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum*. Plant J., 9: 729-736.
345. UNGAR I. A., 1991 – *Ecophysiology of Vascular Halophytes*. CRC Press, Boca Raton, Ann. Arbor. Boston, London.
346. URCELAY J. C., 1923 – Contribucion al studio de la adaptacion de las plantas para disminuir la transpiracion. Estudio anatomico de algunas especies de las estepas espanolas. Trab. Mus. Nacional de Ciencias Nat., ser. Bot., 18: 1-75.
347. VASSILYEV A. E., STEPANOVA A. A., 1990 – The ultrastructure of ion-secreting and non-secreting salt glands of *Limonium platyphyllum*. J. Exp. Bot., 41 (1): 41-46 (abstract).
348. VESQUE J., 1883 – Contributions a l’histologie systématique de la feuille des *Caryophyllinées*. Ann. Sci. Nat., sér. 6, Bot., 15: 105-148.
349. VOELCKER A., 1850 – On the watery secretion of the leaves and stems of the Ice-Plant (*Mesembryanthemum crystallinum* L.). Ann. and Magaz. Nat. Hist., 2 nd ser., 5: 171-172 (publicat și în The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science, 1850, 36: 377-378).
350. VOGT T., IBDAH M., SCHMIDT J., WRAY V., NIMTZ M., STRACK D., 1999 – Light-induced betacyanin and flavonol accumulation in bladder cells of *Mesembryanthemum crystallinum*. Phytochemistry, 52: 583-592.
351. VOLKENS G., 1884 – Die Kalkdrüsen der Plumbagineen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 2: 334-342.
352. VOLKENS G., 1887 – *Die Flora der Aegyptisch-Arabischen Wüste*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
353. VUILLEMIN P., 1887 – Quelques glandes épidermiques. Ann. Sci. Nat., sér. 7, Bot., 5: 153-177.
354. WAHID A., 2003 – Physiological significance of morpho-anatomical features of halophytes with particular reference to Cholistan Flora. Int. J. Agric. Biol., 5 (2): 207-212.
355. WAISEL Y., 1972 – *Biology of halophytes*. Academic Press, New York, London.
356. WAISEL Y., 2006 – The glands of *Tamarix aphylla*: a system for salt secretion or for carbon concentration? Physiol. Plant., 83 (3): 506-510.

357. WASEL Y., NEUMANN R., ESHEL Y., 1966 – Mineral uptake of plants. *Mada*, **10**: 273-279.
358. WALTER H., BRECKLE S.-W., 2002 – *Walter's vegetation of the Earth: the ecological systems of the geobiosphere (fourth ed.)*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
359. WALTER L., BALLING A., ZIMMERMANN U., HAASE A., KUHN W., 1989 – Nuclear-magnetic-resonance imaging of leaves of *Mesembryanthemum crystallinum* L. plants grown at high salinity. *Planta*, **178** (4): 524-530 (abstract).
360. WARMING E., 1897 – Halophyt-studier. D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr., 6, Raekke, naturvidenskabeling og matematisk Afd. VIII, 4: 173-272.
361. WARMING E., 1909 – *Oecology of Plants. An introduction to the study of Plant-Communities*. Clarendon Press, Oxford.
362. WARMING E., GRAEBNER P., 1914 – *Eug. Warming's Lehrbuch der Ökologischen Pflanzengeographie*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
363. WATSON P., 2007 – Warming to the ice plants. *Tasmanian Nat.*, **129**: 8-15.
364. WEIS P., WINDHAM L., BURKE D. J., WEIS J. S., 2002 – Release into the environment of metals by two vascular salt marsh plants. *Mar. Environ. Res.*, **154** (3-5): 325-329 (abstract).
365. WELSH S. L., 1980 – Utah flora: miscellaneous families. *Great Basin Nat.*, **40** (1): 38-59.
366. WELWITSCH F., HIERN W. P., 1898 – *Catalogue of the African plants collected by dr. Friedrich Welwitsch in 1853-1861. Dicotyledons, part II*, (by W. P. HIERN), London.
367. WEST K. R., 1970 – The anatomy of *Atriplex* leaves. In: *The Biology of Atriplex* (ed. R. JONES), Div. Plant Industry, CSIRO, Canberra, p. 11-15.
368. WICKENS G. E., 1998 – *Adaptations of desert organisms. Ecophysiology of economic plants in arid and semi-arid lands*. Springer.
369. WICKENS G. E., 2004 – *Economic Botany: Principles and Practices*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
370. WIEHE W., BRECKLE S. W., 1990 – Die Ontogenese der Salzdrüsen von *Limonium* (Plumbaginaceae). *Bot. Acta*, **103**: 107-110.
371. WIENEKE J., SARWAR G., ROEB M., 1987 – Existence of salt glands on leaves of Kallar grass (*Leptochloa fusca* L. Kunth.). *J. Plant Nutr.*, **10**: 805-820 (abstract).
372. WILLERT von D. J., ELER B. M., M. J. A. WERGER, E. BRINCKMANN, H. – D. IHLENFELDT 1992 – *Life strategies of succulents in deserts: with special reference to the Namib desert. Cambridge studies in ecology. Cambridge Iberian and Latin American Studies*. Cambridge University Press.
373. WILIE N., 1883 – On stamens og bladets bygning hos *Avicennia nitida* L. *Bot. Tidsskr.*, **13**: 33-44.
374. WILLIS K. J., McELWAIN, 2002 – *The evolution of Plants*. Oxford University Press.
375. WILSON J., 1890 – The mucilage- and other glands of the *Plumbaginaceae*. *Ann. Bot.*, **4** (14): 231-258.

376. WINTER K., GADEMANN R., 1991 – Daily changes in carbon dioxide and water vapour exchange, chlorophyll fluorescence and leaf water relations in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* during the induction of Crassulacean acid metabolism in response of high sodium chloride salinity. *Plant Physiol.*, **95**: 768-776.
377. WOOD A., 1861 – *Class-book of Botany: Being outlines of the structure, physiology, and classification of plants, with a flora of the United States and Colorado*. A. S. Barnes & Burr, Troy: Moore & Nims, New York.
378. WOOD J. G., 1925 – The selective absorption of chlorine ions and the absorption of water in the genus *Atriplex*. *Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci.*, **2**: 45-56 (abstract).
379. WOOD J. N., GAFF D. F., 1989 – Salinity studies with drought-resistant species of *Sporobolus*. *Oecologia*, **78**: 559-564 (abstract).
380. WORKU W., CHAPMAN G. P., 1998 – The salt secretion physiology of a chloridoid grass, *Cynodon dactylon* (L.) pers. And its implications. *Sinet*, **21**: 1-16 (abstract).
381. WORONIN M., 1885 – Notiz über die Structur der Blätter von *Statice monopetala* L. *Bot. Zeitung*, **43**: 177-191.
382. ZIEGLER H., LÜTTGE U., 1966 – Die Salzdrüsen von *Limonium vulgare*. II. Die Feinstruktur. *Planta*, **70**: 193-206.
383. ZIEGLER H., LÜTTGE U., 1967 – Die Salzdrüsen von *Limonium vulgare*. II. Mitteilung: Die Lokalisierung des Chloride. *Planta*, **74**: 1-17.
384. ZOHARY M., DANIN A., 1970 – The genus *Reaumuria* in the Near East. *Isr. J. Bot.*, **19**: 305-313.
385. ZOUHAIER B., WAHBI D., CHEDLY A., WIDED C., ABDERRAZAK S., 2008 – Ultrastructure of *Aeluropus littoralis* leaf salt glands under NaCl stress. *Protoplasma*, **233** (3-4): 195-202 (abstract).
386. YANG C., HE W., FUSUO Z., X. JINBIAO, J. HUIXIAN, 2004 – Ion secretion in wild *Reaumuria soongorica* under natural saline-alkali comditions. *Acta Ped. Sinica*, **41** (5): 774-779 (abstract).
387. YENSEN N. P., BIEL K. Y., 2006 – Soil remediation via salt-conduction and the hypotheses of halosynthesis and photoprotection. In: *Ecophysiology of high salinity tolerant plants* (ed. by KHAN M. A., WEBER D. J.), Springer, Dordrecht, p. 313-344.

INDEX DE FAMILII, GENURI ȘI SPECII

A			
<i>Acantholimon</i>	28, 34, 37, 56	<i>A. amnicola</i>	255
<i>A. cabulicum</i>	48	<i>A. arenaria</i>	183, 184
<i>A. calverti</i>	48	<i>A. buchananii</i>	190, 191, 274
<i>A. pinardi</i>	48	<i>A. crassifolia</i>	200
<i>A. tenuifolium</i>	48	<i>A. farinosa</i>	178
<i>A. uliciunum</i>	80, 82	<i>A. halimus</i>	174, 175, 176, 177, 183, 185, 189, 190, 194, 198, 200, 203, 259, 262, 268, 272, 273
<i>Acanthus</i>	16, 130, 132	<i>A. hastata</i>	185
<i>A. ilicifolius</i>	121, 123, 130, 131, 133	<i>A. hortensis</i>	175, 206, 263
<i>Aegialitis</i>	16, 34, 40, 56, 82, 84, 130, 132	<i>A. hymenelytra</i>	198, 256
<i>A. annulata</i>	34, 44, 45, 46, 57, 121, 123, 255	<i>A. laciniata</i>	179, 180
<i>A. rotundifolia</i>	130, 133	<i>A. lampa</i>	186, 188, 204, 205, 206, 261
<i>Aegiceras</i>	16	<i>A. leucocladum</i>	177
<i>A. corniculata</i>	119, 120, 121, 123	<i>A. mollis</i>	198
<i>Aeluropus</i>	16	<i>A. nummularia</i>	175, 254
<i>A. littoralis</i>	143, 144	<i>A. pamparum</i>	186
<i>A. repens</i>	149	<i>A. patula</i>	179
<i>Aizoon canariense</i>	214	<i>A. portulacoides</i>	179, 185, 186, 187, 178, 270
<i>Armeria</i>	22, 28, 33, 34, 37, 41	<i>A. prostrata</i>	194
<i>A. chilensis</i>	42	<i>A. rosea</i>	175, 186, 188
<i>A. latifolia</i>	53, 54	<i>A. sagittifolia</i>	189, 260
<i>A. maritima</i>	16, 58, 61, 70	<i>A. semibaccata</i>	192, 193
<i>A. ruscinonensis</i>	58	<i>A. sibirica</i>	195, 196
<i>A. vulgaris</i>	43, 44, 52, 53	<i>A. spongiosa</i>	196, 199
<i>Atriplex</i>	16, 17, 18, 19, 157, 161, 167, 173, 174, 177, 178, 183, 192, 194, 195, 200, 204, 205, 207, 208, 211, 221, 250, 256, 257, 261, 269, 271, 275, 276	<i>A. tatarica</i>	204
		<i>A. triangularis</i>	264
		<i>A. vesicaria</i>	198, 256
		<i>Avicenniaceae</i>	16, 114, 119, 246, 250, 255
		<i>Avicennia</i>	18, 19, 122, 124, 128, 236, 256

³⁰ Am menținut, pe parcursul acestei cărți, denumirile științifice originale, adică exact așa cum apăreau ele în lucrările pe care le-am consultat. Parte din ele probabil că nu mai corespund nomenclaturii actuale, însă nu a fost intenția noastră să le sinonimizăm; am dorit să obținem, astfel, și o imagine retrospectivă asupra evoluției Botanicii, ca fenomen istoric.

<i>A. germinans</i>	255, 259, 262	Crypsis	16, 148
<i>A. marina</i>	16, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 132, 134, 135, 257, 258, 259, 260, 263, 272	<i>C. aculeata</i>	149
<i>A. nitida</i>	275	<i>C. faktorowskyi</i>	149
<i>A. officinalis</i>	115, 116, 117, 118, 119	<i>C. minuartioides</i>	149
B		Cynodon	16, 143, 171, 238, 268
Bouteloua	148	<i>C. dactylon</i>	166, 169, 172, 173, 270, 276
<i>B. barbata</i>	147	D	
<i>B. curtipendula</i>	151, 166	Dactylis	143, 238
<i>B. eripoda</i>	147	<i>D. glomerata</i>	267
<i>B. gracilis</i>	147	Dinebra	16, 148
Buchloe dactyloides	147, 166, 169	<i>Dinebra aegyptiaca</i>	147
C		<i>Dinebra retrofleya</i>	150
Ceratostigma	34, 37	Distichlis	16, 143, 171
<i>C. abyssinica</i>	48	<i>D. spicata</i>	150, 156, 157, 167, 169, 264, 268
Chenopodiaceae	16, 19, 173, 174, 178, 180, 195, 196, 203, 204, 244, 246, 249, 250, 256, 258, 260, 261, 262, 265, 271	E	
Chenopodium	16, 18, 173, 174, 178, 179, 185, 270	Eleusine indica	16, 171
<i>C. album</i>	175, 198, 257	Eriochloa	143, 167, 254, 255
<i>C. ambrosioides</i>	258	<i>E. boliviensis</i>	167
<i>C. bonus-henricus</i>	181, 197	<i>E. distachya</i>	167
<i>C. botrys</i>	180, 181	<i>E. grandiflora</i>	167
<i>C. graveolens</i>	183, 184	<i>E. montevidensis</i>	167
<i>C. hybridum</i>	180, 182	<i>E. nana</i>	167
<i>C. murale</i>	198	<i>E. pseudoacrotricha</i>	167
<i>C. polyspermum</i>	181, 183	<i>E. tridentata</i>	167
Chloris	143	F	
<i>C. gayana</i>	144, 264, 266	Frankeniaceae	15, 16, 103, 244, 245, 246, 250, 255, 261, 264
Coelachyrum	148	Frankenia	16, 17, 18, 101, 103, 108, 110, 161, 231, 258
<i>C. brevifolium</i>	150	<i>F. capitata</i>	102
Cressa cretica	18, 231, 232, 233, 246	<i>F. ericifolia</i>	102
		<i>F. floribunda</i>	107
		<i>F. grandifolia</i>	102, 103, 104, 106, 109, 110, 111, 255

<i>F. hirsuta</i>	104, 105		101, 161, 207, 212,
<i>F. intermedia</i>	103		231, 260, 263, 265,
<i>F. juniperoides</i>	104		267, 275
<i>F. laevis</i>	102, 103, 105	<i>L. axilare</i>	78
<i>F. palmeri</i>	110, 112, 113	<i>L. bellidifolium</i>	21
<i>F. patagonica</i>	104	<i>L. binervosum</i>	21
<i>F. pauciflora</i>	108, 110, 111, 268	<i>L. carolinianum</i>	70
<i>F. pulverulenta</i>	103, 104	<i>L. caspia</i>	82
<i>F. reuteri</i>	104, 106	<i>L. delicatulum</i>	75, 88, 256
<i>F. thymifolia</i>	103	<i>L. gmelini</i>	77, 79, 81, 267
G		<i>L. latifolium</i>	16, 65, 70, 75, 77, 79,
Glaux	246		81, 83, 255, 267
<i>G. maritima</i>	16, 135, 136, 137, 138,	<i>L. leonardi-lorensii</i>	79, 80
	139, 140, 270	<i>L. marisoli</i>	79, 80, 266
Goniolinum	33	<i>L. nashii</i>	78
H		<i>L. pectinatum</i>	82
Halimione	16, 135, 136, 137, 138,	<i>L. platyphyllum</i>	274
	139, 140, 270	<i>L. raddiana</i>	82, 85
<i>H. verrucifera</i>	206, 207, 208	<i>L. ramossissimum</i>	80, 81, 82, 85
<i>H. portulacoides</i>	256	<i>L. vulgare</i>	70, 265, 276
I		M	
Ipomoea	16	Mesembryanthemum	16, 18, 19, 173, 177,
<i>I. pes-caprae</i>	233, 234, 235, 246		212, 223, 227, 228,
L			229, 246, 250
Lavatera	238	<i>M. crystallinum</i>	18, 212, 214, 215, 216,
<i>L. arborea</i>	18, 236, 237, 238, 239,		220, 221, 222, 224,
	240, 241, 242, 246,		225, 226, 227, 228,
	255		229, 230, 254, 255,
Leptochloa	143		256, 266, 269, 271,
<i>L. fusca</i>	171, 256, 262, 263,	<i>M. forskalii</i>	217
	275	<i>M. nodiflorum</i>	218
Limoniastrum	16, 28, 33, 34, 37, 55	Myricaria	16
<i>L. guyonianum</i>	32, 34, 44, 58, 59	<i>M. germanica</i>	96
<i>L. monopetalum</i>	22, 24, 28, 29, 34, 70,	O	
	72, 73, 74, 75, 76, 255		
Limonium	17, 18, 19, 21, 58, 65,	Odyssea	143
	70, 71, 78, 79, 82, 84,		

P			
Pappophorum	143, 273	<i>S. leptoclada</i>	200, 202
Phillyrea	143	<i>S. orientalis</i>	200, 201
<i>P. latifolia</i>	273	<i>S. paulsenii</i>	200, 202
Plumbaginaceae	15, 16, 18, 21, 23, 27, 28, 32, 33, 34, 40, 48, 55, 58, 63, 69, 70, 103, 104, 121, 130, 240, 245, 246, 250, 260, 266, 275	<i>S. pestifer</i>	200, 201
Plumbago	22, 28, 33, 48	Samolus	246
<i>P. capensis</i>	16, 27, 56, 70	<i>S. litoralis</i>	136, 140
<i>P. europaea</i>	16, 33, 34, 37, 38, 49	<i>S. repens</i>	139, 141, 142, 143, 254
<i>P. lapathifolia</i>	62	Spartina	16, 17, 143, 144, 148, 161, 171, 238, 262, 264, 265, 272
<i>P. larpentae</i>	27	<i>S. alterniflora</i>	147, 150, 152, 153, 257
<i>P. micrantha</i>	39, 40, 50	<i>S. anglica</i>	270
<i>P. rosea</i>	48, 50, 51	<i>S. foliosa</i>	144, 145, 265
<i>P. zeylanica</i>	27, 49	<i>S. glabra</i>	264
<i>P. scandens</i>	51	<i>S. patens</i>	150, 154, 155
Poaceae	15, 16, 143, 144, 148, 171, 244, 246, 254, 268, 272, 273	<i>S. townsendii</i>	144, 145, 147, 157, 160, 161, 162, 163, 164, 258, 272, 273
Porteresia	143	Sporobolus	16, 143, 148, 276
<i>P. coarctata</i>	16, 152, 159, 146, 255	<i>S. airoides</i>	167
Primulaceae	16, 135, 244, 246	<i>S. arenarius</i>	143, 152, 158, 270
Prosopis	143	<i>S. cryptandrus</i>	167
<i>P. farcta</i>	260	<i>S. spicatus</i>	143, 270
R		<i>S. sporobolus</i>	143
Reaumuria	96, 98, 276	<i>S. virginicus</i>	143, 170, 171, 256, 259, 267, 268
<i>R. fruticosa</i>	96	Statice	22, 28, 33, 34, 37, 40, 41, 56, 236, 260
<i>R. hirtella</i>	91, 96, 97, 99, 101, 270	<i>S. alata</i>	22
<i>R. hyrcanica</i>	99	<i>S. articulata</i>	34, 36, 37
<i>R. oxiana</i>	96, 97, 98, 100	<i>S. axillaris</i>	41
<i>R. palaestrina</i>	16	<i>S. bellidifolia</i>	58, 60, 63, 64, 260
<i>R. persica</i>	100	<i>S. binervosa</i>	63, 66, 67, 68, 260
<i>R. soongorica</i>	96, 266, 276	<i>S. cordata</i>	34, 36
Rhagodia baccata	197, 199	<i>S. cylindrifolia</i>	41
S		<i>S. diffusa</i>	58
Salsola	16, 200	<i>S. dodartii</i>	58, 60
		<i>S. elata</i>	56
		<i>S. fruticans</i>	41
		<i>S. gmelini</i>	16, 63, 64, 69, 70, 271

<i>S. gummifera</i>	41	<i>T. aphylla</i>	86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 250, 256, 257, 272, 273, 274
<i>S. imbricata</i>	29, 31	<i>T. mannifera</i>	86, 88
<i>S. jovi-barba</i>	41	<i>T. pentandra</i>	86, 258, 259
<i>S. latifolia</i>	25, 28, 30, 56	<i>T. ramosissima</i>	8, 91, 92, 95, 96, 264, 267, 271
<i>S. limonium</i>	23	<i>T. smyrnensis</i>	266
<i>S. macrophylla</i>	41	Tetranche	16
<i>S. macrorrhabdos</i>	37, 40, 41	<i>T. dregei</i>	148, 151
<i>S. monopetala</i>	22, 276	Tetrapogon	16, 148
<i>S. occidentalis</i>	25	<i>T. mossambicensis</i>	147
<i>S. otolepis</i>	58, 61	<i>T. spathulata</i>	150
<i>S. pectinata</i>	41	<i>T. tenellus</i>	147
<i>S. pruinosa</i>	26, 34, 35, 69	<i>T. villosus</i>	147
<i>S. puberula</i>	37, 38		V
<i>S. purpurea</i>	22, 37	Vogelia	34, 37, 46
<i>S. rhodia</i>	26	<i>V. indica</i>	45, 46
<i>S. rosea</i>	34, 35, 41	<i>V. pendula</i>	47
<i>S. sareptana</i>	41, 42, 56		Z
<i>S. scabra</i>	56		
<i>S. spathulata</i>	56	Zoysia	161, 162
<i>S. tatarica</i>	33, 41, 53, 54	<i>Z. japonica</i>	168
	T	<i>Z. macrostachya</i>	165
Tamaricaceae	15, 16, 85, 91, 96, 98, 103, 244, 246, 250, 257, 258, 261	<i>Z. matrella</i>	165
Tamarix	16, 17, 18, 19, 85, 86, 91, 92, 95, 96, 101, 105, 106, 108, 124, 125, 161, 207, 212, 231, 250, 258, 259, 261, 273	<i>Z. sinica</i>	165
<i>T. gallica</i>	92	<i>Z. tenuifolia</i>	165

ABSTRACT

SALT-SECRETING STRUCTURES OF HALOPHYTES. AN INTEGRATIVE APPROACH

This book represents an anatomical monograph of one of the most important strategies of halophytes' life, namely, the secretion of salts in excess outside of body plant affected by high salinity in the soil. The work focuses primarily on reviewing the salt-secreting structures of almost all halophytes genera and species, where is well established that these adaptive mechanisms are present. First of all, it was necessary to discuss some very interesting and controversial theoretical issues regarding the terminology used for these secreting salts structures and their classification. Our intention at this level was to put order into the existing classifications by proposing a classification based on structural, anatomical criteria. This is because the language used abroad is not uniform, but heterogeneous and not based on anatomical criteria, but mainly on the functional one. There is no uniformity neither in salt-secreting structures definitions; we often found that there is confusion and even arbitrary in use of terms which are not synonymous, although the boundary between them is sometimes very fragile.

In the first part of the paper (**Place and role of salt-secreting structures in the context of general strategies of halophytes. Terminology background**) we have attempted to specify the place of salt-secreting structures between the major halophytes strategies. We have shown that they represent an important adaptation, which plays an active role in the adaptive strategies of halophytes. Moreover, the presence of these mechanisms defines a separate group within halophytes, the group of crynohalophytes. Salt-secreting structures are included, most often in the category of mechanisms limiting the content of salts (evasion mechanisms) in the plant body.

In the second part of the work (**Definition and classification of salt-secreting structures**) we have used the anatomical vision to put order into the existing definitions and classifications. The intention was not to far easier, because there is great structural and functional diversity among the salt secreting formations among the halophyte species. Sometimes, the foreign authors use the term "gland", sometimes the term "hydathode", and in some cases, the term "secreting trichome". Choosing the title of this book is based mainly to our intention to cover all the existing structural types.

We have adapted, modified and completed a previous definition of Fahn's (1988) regarding secretory tissues in vascular plants, using our anatomical vision in the phenomenon reviewed by us.

In this sense, the salt secreting structures comprise:

1. Structures eliminating salts into the vacuole, the situation of *Atriplex* and *Chenopodium* species. Salt is eliminated into a central vacuole of the bladder cell of the leaf trichomes. These cells are situated on top of narrow, 1- to 3-celled stalks. Growth of bladder cell is accompanied by the formation and expansion of a central vacuole.
2. Structures (glands, *stricto sensu*) eliminating salts outside of the cells. Here, may be included two types of glands:
 - a. bicellular and monocellular glands, mainly on *Poaceae* species;
 - b. multicellular glands, such as those of *Limonium*, *Tamarix*, *Avicennia*, *Frankenia*, *Cressa cretica*, *Lavatera arborea*.
3. Epidermal bladder cells of *Mesembryanthemum* species, which occupy an intermediary and special position between salt secretory structures. Despite the fact that some authors have included these bladder cells in the group of secretory trichomes, our opinion is that these cells must be regarded, histo-anatomically speaking, as special epidermal cells, which accumulate and eliminate salts outside of plant body.

The third chapter of the work (**Anatomical structure of salt-secreting devices**) represents indeed the proper and most consistent part of our work. It contains about 300 pages and 240 black and white and color figures. We are dealing these salt-secreting structures in an integrative manner and not in a purely descriptive one. It means that we tried to correlate these structures with their function, their adaptive value and ecological significance. In this regard, we have reviewed an impressive number of scientific papers (about 385), to which we added, naturally our results, related to *Atriplex tatarica*, *Halimione verrucifera* and *Limonium gmelini* taxa. These are, in fact, almost the only species of Moldova having salt secreting structures.

Thus it was discussed the structure of glands belonging to *Plumbaginaceae*, which secrete salts and, respectively, mucilages. The number of species possessing salt glands in this family is quite high; they vegetate in arid and salt habitats worldwide, and are relatively well studied from a structural and ultrastructural point of view. Glands may be composed of 8 or 16 cells, arranged in concentric layers (circles) on the surface of aerial organs. The best represented genera in this regard are *Limonium* (*Statice*), *Acantholimon*, *Plumbago*, *Armeria*, *Limoniastrum*.

The *Plumbaginaceae* salt glands are included in two categories:

1. Chalk glands (chalk secreting), well known as Mettenius or Licopoli organs, generally localized to or in some depressions of abaxial layer of leaves and stems. Sometimes, these glands are bounded by epidermal large cells groups or by trichomes. The

proper glands consist of 4 or 8 epidermal cells, arranged in prolonged layers, bounded by 1 or 2 layers, each one being formed by accessory cells. The walls between the secretory gland cells and surrounding cells are cutinized. The secreting “organs” of this type have been generally described as chalk glands because they exude deposits of calcium salts and water, calcium salts being sometimes scattered on the leaf or stem surface from raindrop. The amount of calcium salts secreted by these glands is in connection with soil nature, despite the fact that *Limonium* species investigated by de Fraine (1916) do not secrete chalky material.

2. Mucilage glands of some *Plumbaginaceae* species; those localized in the basal leaf axil and their upper surface of *Limonium bellidifolium* and *L. binervosum*, described by de Fraine (1916), consist in one cap cell, localized on a basis composed of cells with very thick walls, covered by a cuticle.

The results of our investigations on *Limonium gmelini* evidenced salt glands (“Licopoli organs”) in leaf structure, at the level of both epidermis, confirming the structure with 8 cells, described by other authors. In addition, we also observed these glands in the leaf petiole, but at this level, they are more rarely.

The salt glands of *Tamaricaceae* occur especially on *Tamarix* species. These comprise 6 secreting cells, with dense cytoplasm and large nucleus and 2 extraglandular, collecting cells, intensely vacuolized. Well studied glands were those of *T. aphylla*, *T. pentandra*, *T. ramosissima* and *T. mannifera*. Ultrastructural investigations showed that the gland consists in three pairs of secretory cells separated by thin cell walls; the secretory cells have many mitochondria, microvacuoles and cell wall protuberances. The gland is enclosed by cuticle, except for the regions termed “transfusion zones”. The cuticle extends inward along the lateral sides of the gland and it ends at the transfusion zone. The cell walls of the transfusion zone are confluent with the walls of the underlying cells. We commented extensively on this level, the implications of these glands of *Tamarix* species in some ecological imbalances that occur due to soil salinization following secretory activity of these taxa. On this occasion, we defined a new type of salinization, along with traditional types; it’s about phytosalinization as a direct result of salt secretion by *Tamarix* species. Other *Tamaricaceae* species having salt secreting glands are: *Myricaria germanica*, *Reaumuria oxiana*, *R. fruticosa*, *R. hirtella*.

Frankeniaceae is another family having many species which possess salt glands, especially belonging to *Frankenia*. These structures have been intensely studied, both structural and ultrastructural. They are relatively homogenous, structurally speaking. The gland consists of 6 secretory cells, which secrete a saline solution, accumulated on leaf surfaces and leached by rain. Species having salt glands are *F. floribunda*, *F. pulverulenta*, *F. laevis*, *F. intermedia*, *F. reuteri* and

F. patagonica. Ultrastructural studies show that *Frankenia* salt glands consist in a bilateral complex of six secretory cells. This cells aggregate is almost completely enclosed by cuticle. The only part of the gland boundary which is cuticle-free represents a portion of the wall between each inner secretory cell and the neighboring mesophyll cell; this region has been termed the transfusion zone. On this species, this zone has many plasmodesmata. The most peculiar aspect of the transfusion zone of *Frankenia* is the occurrence of bulbous enlargements in the wall.

Mangroves are coastal ecosystems comprising halophyte species which have salt glands, especially occurring as glandular trichomes. These glands are common on *Avicennia*, *Aegialitis* and *Acanthus* species. The most intensely studied glands are those of *Avicennia* species. These glands are localized on both surfaces of the leaf. On the upper surface, they are more numerous, occurring isolated on the basis of some epidermis invaginations. The cap of gland consists of 8 columnar short cells and the stalk is formed by a single discoidal cell; this cell is localized on the top of 8 small, modified epidermal cells. On the lower surface, the glands are relatively numerous; they differ from those of the upper surface by the fact that they are not sunken, consisting of a tetracellular head and having a single large epidermal cell, at the base. The mature gland is covered by cuticle, which does not allow the transport of salt by apoplastic pathway. Salt flows through the basal cell (often called collecting cell) then through stalk and secretory cell and finally is excreted in a subcuticular space in the terminal part of gland. During the warming and dry days, on the leaf surface salt crystals are formed due to the drying of secreted solution. In the early morning when humidity is high, salt excreted from the leaf surface absorb hygroscopic water, which dissolves the salt, which can drop the leaves in the form of salted droplets.

Primulaceae is represented by two genera having salt glands: *Glaux* and *Samolus*; these have a relatively simple structure, in regard with other salt glands. Ordinarily, the glands are located at the level of some depressions in the structure of foliar limb.

Poaceae, a great and heterogeneous family, also includes many salt-secreting halophytes. They mainly have a bicellular structure, but some species may have even a single-cell gland structure, thus being the simplest configuration of salt glands, recorded on *Porteresia coarctata*. The glands of a large number of species have a two-celled hairlike structure, with a basal cell and a cap, secreting cell. These glands have been intensely studied, as many species of *Poaceae* have an increased economic value and high phytoremediation capacity; in these circumstances a good knowledge of the biology of these species it is an obligatory issue in this regard. The simplest type of these glands is the two-celled hairlike found in *Aeluropus littoralis*, formed by a large basal cell and a small cap cell with cutinized walls. As in the case of *Spartina*, the gland is not sunken in the epidermis, but

relatively located above it. Its structure is rather similar to that of a hair than that of a gland.

A three-celled gland is found in *Chloris gayana*, and is comprised of a large collecting cell, a stalk one and an upper one, which is assumed to be the secreting one.

The ultrastructural investigations showed that *Spartina* salt gland consists in two cells, a large basal cell and a smaller one, a dome-shaped cap cell which is located on a neck-like protrusion of the basal cell. The basal cell is sunk in the leaf tissue. The top of the cap cell is usually positioned with or below the level of the epidermis outer surface, and a cylindrical depression occurs between the cap cell and other four adjacent epidermal cells. The basal cell, cap cell, and the four adjacent epidermal cells form the salt-gland complex. A cuticular layer occurs on the walls of all the cells of the salt-gland complex which are exposed to the atmosphere. The cuticle covering the cap cell is continuous with the cuticle covering the neck-like protrusion of the basal cell and the lateral walls of the epidermal cells. Toward the top of the cap cell the cuticle forms a distended, dome-like covering. The cells of the salt-gland complex which are in contact with mesophyll cells are not covered with cuticular layer.

Chenopodiaceae includes *Atriplex* and *Chenopodium* species having vezicular hairs (salt hairs); these have a structure somewhat different from that of the proper gland, because the excess of salt is accumulated in the large central vacuole of vezicular cell of the hair. Salts are consequently released to the outside by collapsing of cell walls, thus being deposited on the surface of aerial vegetative organs and then removing by rain or dew water drops.

As a general configuration, an *Atriplex* salt hair is comprised of two cells: a small stalk cell and a large bladder cell. The stalk cell structure shows great similarities to various cells of salt glands. It is composed of thick cytoplasm rich in mitochondria, dense endoplasmic reticulum, and numerous small vesicles; the salt hairs also contain chloroplasts. Stalk cells are connected to adjacent bladder or mesophyll cells by numerous plasmodesmata.

It has been shown that salt content and concentration of sodium and chloride in bladders are higher than that of mesophyll cells, and certainly of the external solution. Sodium content usually exceeded that of the chloride. The bladders also exhibit a higher electronegativity with respect to the rest of the mesophyll cells and to the external solution. Hence the direction of salt movement is from the medium through the mesophyll into the bladders. Since this process is against a concentration gradient, it is probably required a metabolic energy.

The ultrastructural studies evidenced that the salt hair is comprised of many cells consisting the stalk of the hair and a bladder cells, which is proeminent to the leaf epidermis. It is assumed that when the vacuole of bladder cell is filled with saline solution, the cells are collapsing thus eliminating the ions in excess. It seems that the hair is covered by a cuticular layer. The secretory hairs of *Atriplex* are

included in a special category, covered by a cuticle and the lateral walls of the stalk cells being entirely cuticularized and/or suberified.

Mesembryanthemum crystallinum (Aizoaceae) presents large epidermal bladder cells on the shoot surface. These serve as an external water reservoir and contribute therefore to salt accumulation and its subsequent removal. They have been rather studied ecophysiologically and in a less extent, anatomically.

It was suggested that epidermal bladder cells of *M. crystallinum* are a xerophytic adaptations, because they represent single water storage cells, being a more rarely features than proper water storage tissues.

These living aqueous cells always remain filled with protoplasm and cell-sap; they never contain air. The volume of water that they contain, however, varies between wide limits. When transpiration is slack, they may be gorged with water, for instance at night or in dull weather, but during strong transpiration they supply the assimilating cells with water, and then collapse strongly.

Thus, bladder cells of *M. crystallinum* have a clear function in salt adaptation; they became bigger, covering the shoot surface, as the plants are subjected to salt treatments.

Convolvulaceae has two species with salt glands, less studied than those of other halophyte species: *Cressa cretica* and *Ipomoea pes-caprae*. Their structure reminds those of glands belonging to *Plumbaginaceae*, *Tamaricaceae*, *Frankeniaceae* and mangroves.

Salt glands of *Lavatera arborea* (Malvaceae) seems to be the last discovered salt secreting structures, being therefore, less studied. The gland of *Lavatera* consists of a large basal cell, two middle cells and five top cells. The top cells are capped by a dome-shaped cuticle which encloses a subcuticular space. The basal cell is characterized by a large central vacuole which is surrounded by a dense cytoplasm, with a smooth endoplasmic reticulum and some vesicles. Its cytoplasm is linked with the adjacent lower middle cell via plasmodesmata.

A final part of the paper (**The origin and evolution of salt-secreting structures**) constitutes a completely new and original chapter regarding the approach of these structures. Our interest was mainly related to the evolution of secretory mechanisms and not that of species, so we made some assumptions and evolutionary scenarios, with reference to possible pathways of appearance and evolution of glands.

From an evolutionary point of view, it seems that here were selected multiple a different histo-anatomical lines (profiles), if we refer to the general configuration of the glands:

1. *Multicellular glandular structures* line, seen in species belonging to the *Plumbaginaceae*, *Tamaricaceae*, *Frankeniaceae*, *Avicenniaceae*, *Primulaceae*, *Convolvulaceae* (*Cressa cretica* and *Ipomoea pes-caprae*) and *Malvaceae* (*Lavatera arborea*);

2. *Mono-cellular structures line* (*Porteresia coarctata*) and *bicellular line*, represented in other *Poaceae* species;
3. *Vezicular (accumulating, secreting) hairs line* from *Chenopodiaceae* taxa;
4. *Epidermal bladder cells line* of *Aizoaceae* (*Mesembryanthemum* sp.).

It is possible that histo-anatomical adaptations of halophytes to salinity took place over time, in an *integrated, successive, hierarchical and topographic* way, at the level of axial and lateral vegetative organs. This means that these plants have possessed and still possess in the same time several mechanisms regulating the content of salts, such as metabolic, physiological, genetic and molecular, in addition to histo-anatomical mechanisms. We cannot certainly state when and how the first mentioned mechanisms have occurred. It is more likely that some of them have appeared on the bases of some existing anatomical structures. Regarding the ways in which the secretory structures had appeared and evolved in any point of their evolution, we can only give some hypothesis. It is therefore very likely that salt glands (in the wide sense), to be derived from:

1. **Normal epidermal cells**, as a result of *signal*, probably mediated by hormonal way, as a response to a stressful factor: salinity and/or excessive aridity. Studies regarding the ontogenesis of these secretory structures generally support this hypothesis. Epidermal cells could then undergo successive divisions that led to the building of salt-secreting structures in the configuration that we know today. Secretory function could be achieved by increasing metabolic activity through development of vacuole, mitochondria and nucleus activity. The secretory function being gained, it would have been maintained, as a general law of evolution states that an acquisition made by a living organism can not be lost. Evolution is a complex irreversible phenomenon. It is likely that coastal plants subjected by aerial parts to salt spray to be offered such a response more quickly than inland halophytes, because the action of stressful agent would have been quicker and more direct;

2. **Guard cells**, which represented *already* epidermal cells (topographically speaking) more evolved and specialized than the remaining cells from the epidermis level. At least, they would have supplied or accompanied salt secretion, due to the characteristic configuration. Firstly, the pore could be involved in this mechanism. This is the stomatal opening assuring and regulating the rate of transpiration and gaseous exchange between the atmosphere and the internal air spaces. Secondly, there were substomatal and suprastomatal cavities, which would have managed to accumulate, even temporarily, the salts. This is an interesting hypothesis, and the possibility of salt excretion *via* stomata it is not entirely excluded.

3. **Trichomes (hairs)**, arising at epidermal surface, which could initially have a protection function, especially against sunlight. This

supposition would be related therefore to the case of *Poaceae* secretory structures. At first glimpse it seems a plausible assumption if we are thinking on the *Poaceae* salt glands, viewed sometimes as secreting *microhairs*, having monocellular and often, bicellular structure. We must say, as an argument that here is sometimes a difficulty in nowadays, to distinguish between these types of secretory structures and other types of trichomes. This might be because salt secretion becomes prominent and salt whiskers occur abundantly only when plants are exposed to saline treatments. Such observations are very exciting because we believe that this scenario would have happened in the course of halophytes evolution: as the environmental salinity increased, trichomes have acquired a secretory function, ensuring the removal of salt excess outside of plant body. It seems to be rather a *diffuse* secretory function in this heterogeneous group, because the *Gramineae* salt glands are not structurally very complicated. In addition this may be correlated with the fact that the *Poaceae* have also other mechanisms regulating the salt content in the tissues. In this point of discussion, we suggest a new idea. It seems that at any group of plants, having many *compensatory* mechanisms (physiological and metabolic, especially) for salt regulation, the anatomical adaptations are less defined. Moreover, it was shown that, generally, the secretion is more intensely as the concentration of salts in the environment is higher. However, some salt-secreting *Poaceae* which would have migrated into non-saline environments, have been ceased to remove the salt *via* salt glands, losing therefore this mechanism, ineffectively in the new glycophytic conditions.

**LUCRAREA A FOST EDITATĂ CU SPRIJINUL
UNIVERSITĂȚII DE VEST „VASILE GOLDIȘ” – ARAD**